Zur Fortpflanzungsgeschichte der Süßwassertricladen.

Von

Adolf Burr.

(Aus dem Zool. Institut der Universität zu Straßburg.)

Mit Tafel 17 und 11 Abbildungen im Text.

Trotzdem in den letzten Jahren viel über die Tricladen und ihre Geschlechtsorgane geschrieben worden ist, herrscht doch in bezug auf die Fortpflanzung dieser Tiere und die Funktion der einzelnen Teile des Geschlechtsapparats noch große Unklarheit. Das ist in erster Linie darauf zurückzuführen, daß über die Einzelheiten der Fortpflanzung bis jetzt zu wenig tatsächliche Beobachtungen vorliegen. Diese lassen überdies verschiedene Deutung zu, und mit Analogieschlüssen durch Vergleich mit anderen Tierformen ist wegen der eigenartigen und komplizierten Ausbildung des Geschlechtsapparats nur wenig zu erreichen. Viele Autoren, die über die Fortpflanzung und die funktionelle Deutung des Geschlechtsapparats der Tricladen sprechen, bringen nur einzelne Beobachtungen, die zur Lösung der Frage beitragen; andere suchen wieder gewisse Vorgänge (Eikapselbildung) oder die physiologische Bedeutung einzelner Organe (Uterus) zu ergründen, ohne aber auf das Fortpflanzungsgeschäft als Ganzes einzugehen. Da außerdem gegen manche Befunde der nicht unbegründete Einwand erhoben wird, sie seien lediglich Folgeerscheinungen der Konservierungsmethode, war es bisher nicht möglich, durch Verknüpfung der vorliegenden Beobachtungen zu einer in sich geschlossenen Vorstellung von der Fortpflanzung der Tricladen zu gelangen.

Meine Untersuchung hat sich daher zum Ziel gesetzt, den gesamten Fortpflanzungsvorgang von der Begattung bis zur Ablage der reifen Eikapsel ins Auge zu fassen. Ihr kam es zustatten, daß in der Umgebung von Straßburg gerade die Süßwassertricladen in einer Reihe von Arten reichlich vertreten sind.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Goette, auf dessen Anregung hin die vorliegende Arbeit entstand, möchte ich an dieser Stelle für die wertvolle Unterstützung und das rege Interesse, womit er meine Arbeit förderte, meinen wärmsten Dank aussprechen. Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. Bresslau für wertvolle Ratschläge und Winke zu großem Dank verpflichtet.

Das zur Untersuchung verwendete Material umfaßt nahezu alle bei Straßburg vorkommenden Tricladen-Arten. Die Ill und der Rhein mit ihren zahlreichen Nebenarmen lieferten mir *Dendrocoelum lacteum* Örst., *Planaria gonocephala* Dugès, *Planaria lugubris* O. Schm., *Planaria polychroa* O. Schm. und *Polycelis nigra* Ehrenb.; in einem langsam fließenden Seitenarm der Ill und vereinzelt auch in der Ill selbst fand ich im Februar und März *Bdellocephala punctata* Pallas, auf deren Vorkommen in der Umgebung von Straßburg schon Bresslau [1]) hingewiesen hat. *Dendr. lacteum* und *Plan. polychroa* und *lugubris* traf ich außerdem in einigen Tümpeln des Rheinwaldes. Die Farbe von *Plan. lugubris* variierte von gelb bis samtartig schwarz. In ein und derselben Pfütze lebt jedoch meist bloß eine Farbenvarietät; so fanden sich z. B. in einer ausschließlich gelbe, in einer anderen, die kaum 500 m von ihr entfernt war, lauter tiefschwarze Exemplare.

Während sich für die in größeren Gewässern lebenden Tricladen die Fortpflanzungszeit mehr oder weniger scharf begrenzen läßt [2]), ist sie bei den Tieren, die kleinere, dem Austrocknen ausgesetzte Tümpel bewohnen, in hohem Maße von der Witterung abhängig. Im Winter 1910—1911 waren die Pfützen im Rheinwald, die mir *Dendr. lact.* und *Plan. lug.* lieferten, monatelang vollkommen ausgetrocknet. Die Tiere aus dem Vorjahre waren natürlich alle zugrunde gegangen. Aus den überwinternden Kapseln, die durch abgefallenes Laub vor zu großer Kälte und gänzlichem Austrocknen geschützt waren, konnte die junge Generation erst sehr spät ausschlüpfen, da infolge des spärlichen Regenfalles die Tümpel bis Ende Mai ohne Wasser waren. Diese

1) In: Zool. Ctrbl., Jg. 9, 1902, p. 499.

2) Näheres findet sich in den beiden Arbeiten von Stoppenbrink, 1904, p. 27—36 u. 1905, p. 504—507.

Tiere kamen also erst im Juli etwa zur Fortpflanzung, während im Jahre zuvor die Eiablage in denselben Tümpeln, wie ich von Herrn Prof. GOETTE erfahren habe, Ende April in vollem Gange war. In engem Zusammenhang mit der Feuchtigkeit und jedenfalls auch mit der Temperatur stehen bei diesen Paludicolen 1. die Dauer der Embryonalentwicklung, d. h. die Zeit bis zum Ausschlüpfen des fertigen Tieres, und 2. eine eventuell beschleunigte Ausbildung der Sexualorgane, um vor Eintritt der ungünstigen Jahreszeit eine Fortpflanzung sicherzustellen.

In einigen Bächen der Vogesen, vor allem im Nideck-Gebiet, sammelte ich *Planaria gonocephala*, *Polycelis cornuta* JOHNSON und *Planaria alpina* DANA.[1])

Als Fixierungsflüssigkeit diente mir im allgemeinen die ZENKERsche Lösung; bei der Einbettung habe ich oft die von WILHELMI (1909, p. 16) empfohlene ausgezeichnete APÁTHY'sche Celloidin-Paraffin-Methode angewandt. Um gute Frontalschnitte zu bekommen, verfuhr ich folgendermaßen: ich brachte gut ausgestreckte Exemplare mit geschmolzenem Paraffin in eine Glasschale mit ebenem Boden und drückte einen auf einer Seite ganz ebenen Paraffinblock leicht auf das Tier, bis das Paraffin angefangen hatte zu erstarren. Auf diese Weise liegt dann das Objekt ganz flach dem Blocke auf und ist auf dem Mikrotom leicht zu orientieren; nur ist darauf zu achten, daß der Block mit dem übrigen Paraffin gut verschmilzt, da das Objekt sonst leicht abblättert.

Da es mir bei meinen Untersuchungen nur wenig auf histiologische Details ankam, habe ich meist ziemlich dicke Schnitte (15 μ) angefertigt; fast durchweg wurde mit Hämatoxylin nach DELAFIELD oder Hämalaun und Chromotrop (bezogen von GRÜBLER, Leipzig) gefärbt.

Einige Worte sind noch über die Organbenennungen vorauszuschicken. Den bei *Plan. gonocephala*, *polychroa*, *lugubris* u. a. einheitlichen Geschlechtsraum nenne ich „Atrium" (Fig. G). Bei *Dendr. lacteum*, *Plan. torva*, *cavatica*, *alpina*, *Bdelloc. punctata* u. a. liegt hinter der Geschlechtsöffnung ein „Vorraum", der durch eine oft diaphragmaartige, oft schlauchförmig ausgezogene Falte von dem Atrium getrennt ist (Fig. F, H, J). Die Namen Penisscheide, Atrium mas-

1) Über die Verteilung der 3 Arten in dem genannten Gebiet vgl. E. BRESSLAU, Die Verbreitung der Alpenplanarien und ihr Vorkommen in den Vogesen, in: Mitt. philom. Ges. Elsaß-Lothr., Vol. 4, Jg. 1910., p. 303—319.

culinum, femininum und commune werde ich mit Rücksicht auf die Funktion nicht gebrauchen. Der zwischen Mund und Penis gelegene, mit dem Atrium oder dem Vorraum kommunizierende Drüsensack wird von den Autoren immer noch häufig als Uterus bezeichnet. Dieser Name trifft jedoch das Wesen des Organs nicht und muß durch einen passenderen ersetzt werden. Bevor aber die Funktion des Organs völlig geklärt ist, werde ich die am meisten gebrauchte Bezeichnung „Uterus“ weiter führen und später erst einen anderen Namen (Bursa copulatrix, vgl. Fig. F) in Vorschlag bringen.

Die von STOPPENBRINK (1905) eingeführte Bezeichnung „Eidottergang“ kann ich nicht gutheißen. Die betreffenden Gänge sind Ausführungsgänge der Ovarien und werden füglich als Oviducte oder Eileiter angesprochen. Daß in Ermanglung selbständiger Ausführungsgänge der Dotterstöcke die Eileiter von den Dotterzellen mitbenützt werden, berechtigt nicht dazu, die Eileiter auch als Dottergänge zu bezeichnen. Ich werde mich daher auf die Namen „Eileiter“ und „Oviduct“ beschränken.

Anstatt des vieldeutigen und daher wenig passenden Namens Cocon (Eikapseln verschiedener Würmer, Puppenhüllen der Insecten) brauche ich die Bezeichnung „Eikapsel“.

Die Begattung und Befruchtung.

Die Angaben über die Begattung der Süßwassertricladen reichen sehr weit zurück. Schon 1827 stellte E. v. BAER (1827, p. 719, 720) die Copulation als eine wechselseitige fest. Er beobachtete, daß die Tiere sich mit abgekehrten Vorderenden mit den Hinterenden des Leibes aneinander legten; wenn er sie auseinander zog, bemerkte er bei jedem Individuum eine dem Pharynx ähnliche, aber kürzere, weiße Röhre, die aus der hinteren Bauchöffnung hervorgetreten, in den Leib des anderen Tieres eingedrungen war und nach der Trennung bald wieder eingezogen wurde. DUGÈS (1828, p. 175—177) beobachtete Planarien in Begattung, die einen rechten Winkel miteinander bildeten. Außerdem glaubte er eine weitgehende Übereinstimmung der copulierenden Tiere in bezug auf Größe, Form, Farbe und Fundort feststellen zu können. HALLEZ (1887, p. 14) fügt hinzu, daß die Begattungen hauptsächlich in die Zeit vor der Eiablage fallen, später aber weniger häufig vorkommen. Eine Begattung soll für 2–3 Kapselbildungen ausreichen, ihre Dauer schätzt er auf $1^1/_2$ Stunden.

Kennel (1889, p. 458) gibt eine Beschreibung der Copula, die sich auf Untersuchung von Schnitten gründet. Er fand, daß der Penis des einen Tieres in den Uterusgang des anderen eingeführt ist. Die Spermatozoen befänden sich in der Uterustasche, für die er deshalb schon die Bezeichnung Receptaculum seminis vorschlägt, umgeben von einer Secretmasse, die dem Epithel der Tasche selbst entstamme und zur Konservierung des aufgenommenen Spermas dienen dürfte.

In neuerer Zeit hat Wilhelmi in seiner Tricladenmonographie (1909 p. 102 ff.) eine genaue Beschreibung der Begattung bei den Seetricladen gegeben. Er unterscheidet zwischen einem aktiven Tier, das ein anderes, das passive, anfällt und seine Bauchseite zu gewinnen sucht, um eine Begattung einzuleiten, die dann wechselseitig erfolge. Bei *Procerodes lobata* würden die Bauchflächen der Länge nach aneinander gepreßt, während bei *Procerodes dohrni* die Tiere in entgegengesetzter Richtung orientiert die Ventralflächen der Hinterenden aneinander legten. Der Penis werde in den Uterusgang eingeführt, die Spermatozoen gelangten in den sogenannten Uterus, was Wilhelmi, entsprechend Kennel, veranlaßt, dieses Organ als Receptaculum seminis zu bezeichnen.

Meine Beobachtungen über die Begattung der Tricladen beziehen sich auf die *Planaria*-Arten *Pl. lug.*, *pol.* und *gonoc.*; auch hatte ich, allerdings nur ein einziges Mal, Gelegenheit, *Dendr. lacteum* in Copula zu fixieren. Die Begattungen fallen, wie Hallez richtig angegeben hat, hauptsächlich in die Zeit direkt vor der Eiablage; später nimmt ihre Häufigkeit etwas ab.

Da die Tricladen überhaupt lichtscheue Tiere sind, bevorzugen sie für ihre Begattungen die Nacht und die Morgen- und Abendstunden. Doch traf ich von *Plan. polychroa* auch untertags Begattungen, und die Tiere ließen sich selten stören, wenn ich das Gefäß, in dem sie waren, dem direkten Sonnenlicht aussetzte.

Die weitgehende Übereinstimmung der beiden copulierenden Individuen, wie Dugès sie angibt, beruhte wohl lediglich auf Zufall und hat keine allgemeine Bedeutung. Ich habe oft bedeutende Größenunterschiede bei den copulierenden Tieren beobachtet; einmal war das eine Tier sogar doppelt so lang wie sein Partner. Ebenso habe ich mehrmals braune Individuen von *Plan. polychroa* mit grau und schwarz gefleckten zusammen gesehen.

Die Stellung bei der Copulation ist wechselnd. Oft sitzen die Tiere in entgegengesetzter Richtung orientiert, die Hinterenden sind in die Höhe geschlagen und aneinander gepreßt, so daß auf

diese Weise die Geschlechtsöffnungen zusammenkommen (Fig. A u. E). Weiterhin sah ich die beiden Tiere an der Glaswand des Gefäßes in einem rechten Winkel zueinander angeheftet, das eine hatte sein Hinterende einfach nach oben geschlagen, das andere legte seine Geschlechtsöffnung an die des ersteren, indem es sein Hinterende nach der Seite aufrichtete (Fig. B). Die beiden Tiere können auch am Boden liegen, das eine auf dem Rücken, das andere in einem rechten Winkel darüber (Fig. C). Endlich läßt sich beobachten, daß die Bauchflächen der ganzen Länge nach aneinander gepreßt werden.

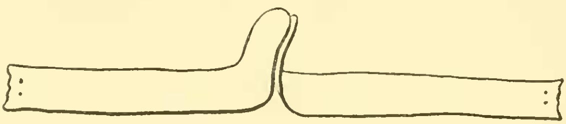


Fig. A.

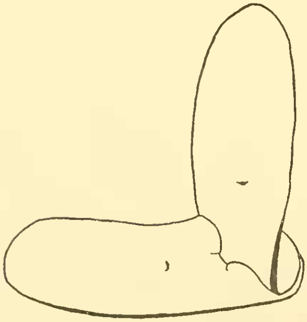


Fig. B.

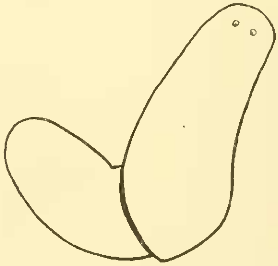


Fig. C.

Fig. A. *Dendrocoelum lacteum* in Copula.

Fig. B. *Planaria lugubris* in Copula. Die beiden Tiere hingen an der Glaswand des Gefäßes.

Fig. C. *Planaria polychroa* in Copula.

Wie die Begattung eingeleitet wird, konnte ich nicht vollkommen verfolgen. Nur traf ich einmal zwei Planarien, die mit aufgeschlagenem Hinterende in entgegengesetzter Richtung hintereinander saßen, ohne sich jedoch noch zu berühren. Kurze Zeit darauf hatten sich die Hinterenden getroffen, um eine Begattung zustande zu bringen.

Fig. D zeigt ein aus Schnitten rekonstruiertes Bild von *Plan.*

gonocephala in Copula. Das eine Individuum ist längs, das andere quer getroffen. Die Geschlechtsöffnung ist stark geweitet, der Penis ist lang ausgestreckt, so daß ein Teil des Atriums noch mit ausgestülpt wurde. In dem ganz an die Bauchfläche gezogenen erweiterten Endabschnitt des sogenannten Uterusganges steckt der

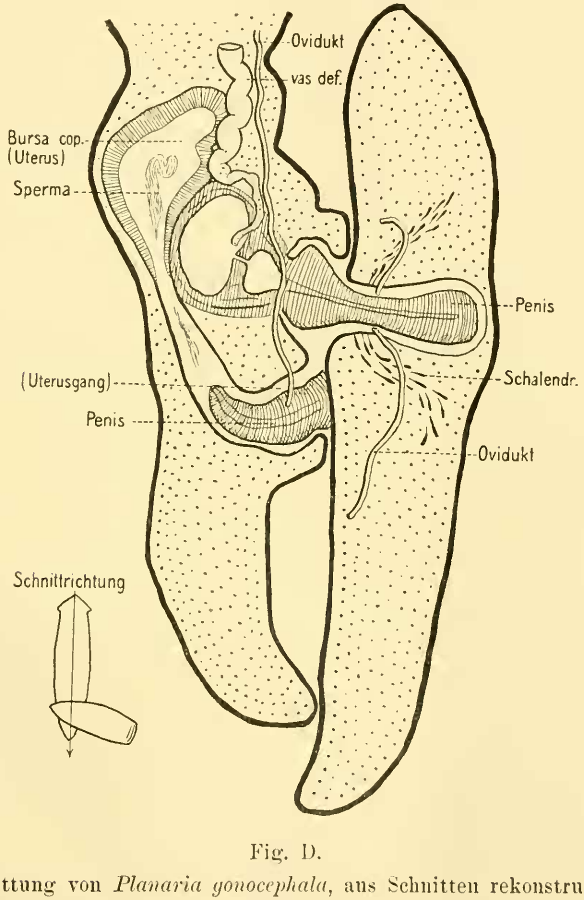


Fig. D.

Begattung von *Planaria gonocephala*, aus Schnitten rekonstruiert.

Penis des Partners. Die Spermatozoen finden sich zum Teil im „Uterus", zum Teil noch in dessen Gang. Das Sperma im Uterus ist vermischt und umgeben von einer Secretmasse, die, wie Bergendal (1892, p. 317) nachgewiesen hat, teils dem Drüsenepithel des Organs selbst entstammt, teils von den in dasselbe einmündenden erythrophilen Drüsen geliefert wird. Nach v. Kennel soll dieses

Secret zur Konservierung des Spermas, das für verschiedene Eikapselablagen aushalten muß, dienen (1889, p. 458).

Bei *Dendr. lacteum* finden wir ähnliche Verhältnisse (Fig. Ea u. b). Die Geschlechtsöffnung ist wieder weit auseinander gezogen, so daß der Vorraum des Atriums (vgl. Fig. F) ganz an die Oberfläche verlagert ist. Der eigentliche Penis ist zwar in die Länge gestreckt,

a

b

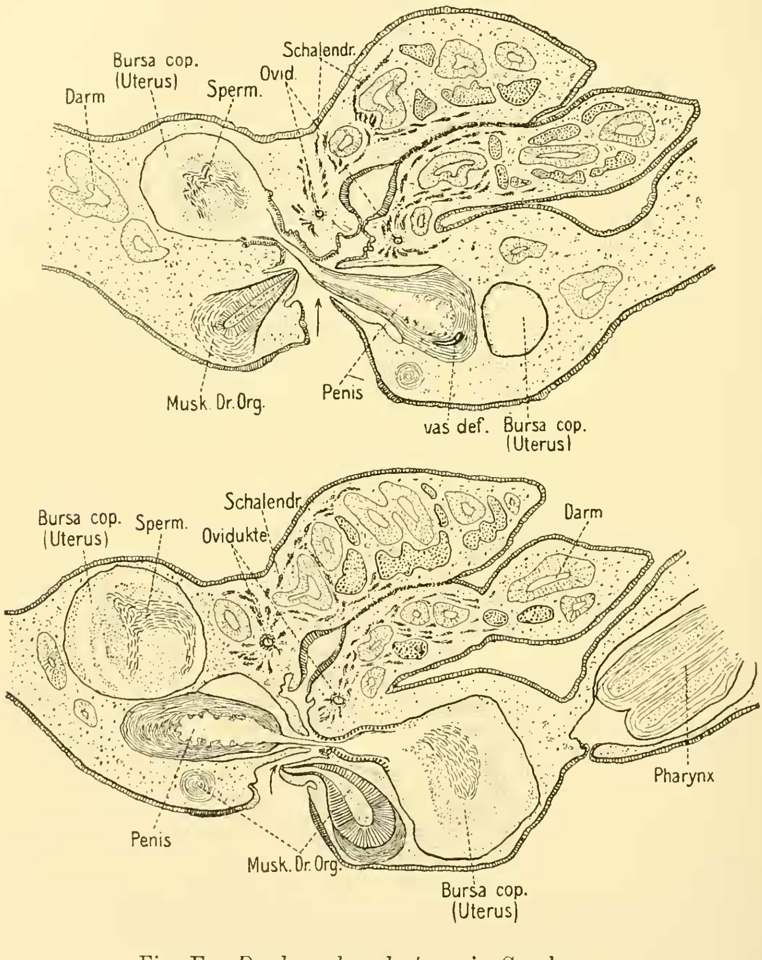


Fig. E. *Dendrocoelum lacteum* in Copula.

a u. b: Schnitte durch die Geschlechtsgegend eines Paares. Das Flagellum des Penis jedes Tieres ragt in die Bursa cop. (Uterus) des anderen.

Der Pfeil bezeichnet die Grenze der beiden Tiere. Die Hinterenden sind durch Verquellung von Rhabditen aneinander geheftet.

kommt aber aus dem Tiere selbst nicht heraus, sondern wird an der Stelle, wo sich das Flagellum absetzt, von der trichterförmig ausgezogenen Trennungsfalte zwischen Vorraum und Atrium zurückgehalten. Das ausgestülpte Flagellum allein gelangt in den durch die Längsmuskulatur stark zusammengezogenen Uterusgang und öffnet sich mit der trichterartigen Erweiterung an der Spitze direkt in den Uterus, der also auch hier wieder das Sperma aufnimmt. Der ganze Uterusgang ist bis zu der Ansatzstelle des Uterus, also so weit das Flagellum des Penis reicht, von kleinen, kolbigen Drüsenzellen ausgekleidet, die während der Copulation ein sich im Hämatoxylin-Chromotrop-Präparat hochrot färbendes Secret abgeben. Ob dieses Secret zum Schlüpfrigmachen des Ganges oder zum Festhalten des männlichen Organs dient, ist meines Erachtens eine ziemlich müßige Frage, da die beiden Funktionen, besonders wenn das Secret eine zähflüssige Masse darstellt, sich gar nicht auszuschließen brauchen.

Die Begattung bei den Süßwassertricladen ist also, wie v. Baer schon richtig festgestellt hat, eine wechselseitige. Der Penis des einen Tieres wird in den Uterusgang des Partners eingeführt; das Sperma ergießt sich in den bis jetzt sogenannten Uterus, der also nicht ganz mit Unrecht schon von einzelnen Autoren als Receptaculum seminis angesprochen wurde.

Die Tatsache, daß die Penes der beiden Copulanten gleichzeitig nebeneinander vorbei in den Uterusgang des anderen Tieres eingeführt werden, und die bei den einzelnen Formen etwas verschiedene Anordnung der Copulationsorgane bedingen die Stellung der Tiere bei der Begattung. Am Geschlechtsapparat von *Dendr. lacteum* fällt ohne weiteres die unsymmetrische Anordnung der Teile ins Auge, die z. B. bei den *Planaria*-Arten in dieser Weise nicht vorhanden ist. Von oben und hinten gesehen befindet sich bei *Dendr. lacteum* der Penis etwa in der Mitte des Körpers, mit dem freien Ende leicht nach rechts gerichtet. Der Uterusgang umgeht in einem Bogen den Penis und mündet dann von links in den Vorraum des Atriums ein. Sind nun zwei Tiere mit aufgeschlagenem Hinterende in entgegengesetzter Richtung orientiert, so kann die gleichzeitige Einführung der beiden Penes in die gerade gegenüberliegenden Eingänge des Uterusganges leicht erfolgen.

Bei den *Planaria*-Arten verläuft der Uterusgang über dem Penis und mündet, etwas nach rechts von der Mittellinie abweichend, von

der Dorsalseite her in das Atrium. Diese Tiere bilden dann normalerweise bei der Begattung einen rechten Winkel, wodurch erreicht wird, daß die beiden Penes sich gegenseitig den Weg zu der entsprechenden Mündung des Uterusganges nicht versperren. Häufig beobachtet man jedoch auch bei den Planarien die gleiche Begattungsstellung wie bei *Dendr.* Bringt man durch Berühren das Paar zum Auseinandergehen, so sieht man, daß die beiden Penes sich umeinander gewunden haben, was durch die Länge und die Beweglichkeit dieser muskulösen Organe, besonders bei *Plan. polychroa*, ermöglicht wird.

Zur Sicherung der Begattung halten sich die Tiere gegenseitig und an der Unterlage fest. Die sogenannten Haftzellen (Wilhelmi, 1909, p. 157), der Ring von rhabditen- und cilienfreien Zellen am Rande der Bauchseite (früher als Klebzellen bezeichnet), spielen auch bei den Süßwassertricladen als Anheftungsmittel eine große Rolle. Wenn die beiden copulierenden Tiere an der Glaswand eines Gefäßes sitzen, kann man die Befestigung mittels des Haftzellenringes direkt wahrnehmen. Auf Schnitten findet man die Haftzellen stellenweise in inniger Berührung mit der Epidermis des anderen Tieres; außerdem sind sie auf Begattungspräparaten stark in die Länge gezogen, wodurch deutlich zu erkennen ist, daß sie in Funktion fixiert worden sind.

Außer den Haftzellen kommen bei den Süßwassertricladen noch andere Anheftungsmittel in Betracht. Schon an lebenden Objekten sieht man, daß die Ränder der Geschlechtsöffnungen während der Begattung innig miteinander zusammenhängen. Diese Verbindung wird hergestellt durch Zellen, die um die Geschlechtsöffnung herumliegen, mit den Haftzellen jedoch nichts zu tun haben. Stoppenbrink hat sie bei *Plan. gonocephala* beobachtet und schreibt darüber (1905, p. 522): „Eigentümliche Epithelverhältnisse, die an Wendt's Beobachtungen bei *Gunda ulvae* erinnern, sah ich speziell bei *Planaria gonocephala*. Der Genitalporus wird von Epithelzellen umgeben, die von den Körperepithelzellen in manchen Punkten abweichen. Sie sind kolbenförmig und sitzen mit ihrem Halsteil der Basalmembran auf. Der Kern liegt basal und ist ziemlich gross. In diesen Zellen fehlen die Rhabditen. Die Übergänge von diesen Zellen zu den Körperepithelzellen, sowie dem Epithel des Atriums vollziehen sich allmählich." Diese Zellen habe ich nicht allein bei *Plan. gonocephala*, sondern auch bei *Plan lugubris*, *polychroa* und *Dendr. lacteum* gesehen. Sie treten allerdings nur dann durch ihre kolbenförmig angeschwollene

Gestalt hervor, wenn sie in Funktion sind, sonst sind sie kaum vom Epithel des Atriums zu unterscheiden. Diese Zellen secernieren jedenfalls eine klebrige Flüssigkeit, die bei der Begattung die Ränder der Geschlechtsöffnungen der beiden Tiere miteinander verbindet.

Auch die Rhabditen können zur gegenseitigen Befestigung der sich begattenden Tiere verwandt werden (Fig. E). Damit steht auch wohl im Zusammenhang, daß bei *Dendr. lacteum* in der Umgebung der Geschlechtsöffnung die Rhabditen besonders zahlreich und stark entwickelt sind.

Die Spermatozoen im Uterus wurden schon von einer Reihe von Beobachtern (Hallez, v. Kennel, Chichkoff u. A.) gesehen, die zum Teil daraus den Schluß zogen, daß in diesem Organ die Vereinigung der männlichen und weiblichen Elemente, d. h. die Befruchtung, vor sich gehe. Demgegenüber konnten wieder andere Forscher (Ijima, Mattiesen u. A.) niemals Spermatozoen im Uterus finden, trotzdem sie Gelegenheit hatten, Tricladen während ihrer Legeperiode zu beobachten. Dies führte naturgemäß zu der Auffassung, daß die Befruchtung der Eier wohl nicht im Uterus stattfinde. Mattiesen gelang es auch, diese Ansicht durch eine positive Beobachtung zu stützen. Er fand den blasenförmig aufgetriebenen Anfangsteil des Eileiters, die Tuba, mit Spermatozoen erfüllt, die sicher zur Befruchtung der die Tuba passierenden Eier bestimmt waren (1904, p. 278). Diese Ansicht fand Unterstützung durch Sabussow und vor allem durch Stoppenbrink, der (1905, p. 524) die Wanderung der Spermatozoen und ihre Ansammlung in der Tube bei *Plan. gonocephala, alpina* und *Dendr. lacteum* verfolgen konnte.

Widersprochen wurde dieser Auffassung eigentlich nur von Ude (1908, p. 346) mit der Begründung, daß, wie unzweifelhaft feststehe, der sogenannte Uterus in erster Linie bei den protandrischen Formen als Receptaculum seminis diene, er gibt aber an einer anderen Stelle (p. 347) an, in diesem Receptaculum seminis niemals Sperma beobachtet zu haben. Mit diesem Einspruch wird also nicht viel widerlegt.

Ich kann die Richtigkeit der Angaben Mattiesen's und Stoppenbrink's bestätigen. Die in den Uterus entleerten Spermatozoen, wandern, wie ich des öfteren habe feststellen können, sehr bald nach der Begattung durch den Uterusgang und das Atrium hindurch in die Oviducte und setzen sich in der Tuba fest. Hier findet dann zweifellos die Vereinigung der männlichen und weiblichen Elemente statt. Zu einer eigentlichen Befruchtung, d. h. zur Bildung der

beiden Vorkerne, kommt es, wie Stoppenbrink (1905, p. 524) angegeben hat, noch nicht, da nach Mattiesen das Ei der Paludicolen schon im Stadium der 1. Richtungsspindel das Ovarium verläßt und erst im Atrium befruchtungsfähig wird. Man muß also, wie es Bresslau (1904) bei den Rhabdocölen getan hat, auch bei den Süßwassertricladen zwischen Besamung und Befruchtung unterscheiden.

Da ich die Spermatozoenansammlung in der Tuba bei *Plan. gonocephala, polychroa, lugubris, Dendr. lacteum, Polyc. nigra* und *Bdelloc. punctata* habe feststellen können, glaube ich als sicher annehmen zu dürfen, daß bei allen Süßwassertricladen die Besamung in der Tuba erfolgt. Ob dies auch auf See- und Landtricladen ausgedehnt werden kann, müssen entsprechende Nachforschungen lehren; große Wahrscheinlichkeit ist dafür vorhanden, da schon v. Kennel bei den Landtricladen die ampullenartige Erweiterung der Oviducte erwähnt und Bergendal bei der Seetriclade *Uteriporus* auch die Spermatozoenansammlung in der Erweiterung gesehen hat.

Damit kann ich mich jedoch nicht einverstanden erklären, daß Mattiesen (1904, p. 278) die das Sperma aufnehmende Tuba als Receptaculum seminis bezeichnet. Die Tuba ist ein Teil des Eileiters, und dem Teil eines Organs kann man nicht den Namen eines ganz anderen, sonst immer selbständig vorkommenden Organs beilegen. Den Tricladen fehlt eben dann das, was man bei anderen Würmern Receptaculum seminis nennt.

Auch dieselbe Bezeichnung für den sogenannten Uterus (v. Kennel, Ude, Wilhelmi u. A.) kann ich nicht billigen. Meinen Beobachtungen zufolge ist sie deshalb unzutreffend, weil das fragliche Organ zwar die Spermatozoen bei der Begattung aufnimmt, jedoch, was von den betreffenden Autoren nicht in Betracht gezogen wird, nicht als Reservoir für sie dient.

Endgültig läßt sich an dieser Stelle noch nicht über den Namen des Organs entscheiden, da vorerst noch zu untersuchen ist, ob und in welcher Weise der „Uterus“ mit der Bildung der Eikapsel in Zusammenhang steht. Das, was bis jetzt über das Organ gesagt ist, würde vielleicht am ehesten die Bezeichnung „Bursa copulatrix“ rechtfertigen. Das typische Aussehen der Bursa copulatrix, die bei anderen Wurmarten, auch bei Mollusken und Insecten, eine Tasche ist, die zur Aufnahme des männlichen Organs bei der Begattung dient, hat der „Tricladenuterus“ zwar nicht. Doch haben der lange Gang, die mächtige Ausweitung am blinden Ende sowie

die Differenzierung des Epithels keine prinzipielle Bedeutung, sondern stehen mit der unverhältnismäßig großen Spermatozoenmasse, die das Organ aufnehmen muß, in Zusammenhang.

Die Bildung der Eikapsel.

In der Biologie der Tricladen am meisten umstritten ist die Frage nach der Bildung der Eikapsel. Die tatsächlichen Beobachtungen, die über diesen Gegenstand vorliegen, sind lückenhaft, zum Teil sogar irreführend, so daß die entgegengesetztesten Ansichten plausibel gemacht werden können.

Einigermaßen klargestellt ist bis jetzt nur, wie die Vereinigung der Eier und Dotterzellen zustande kommt; genaueres darüber gibt Stoppenbrink (1905, p. 515 ff.). Die Dotterzellen werden, diesem Autor zufolge, gleichzeitig mit den Eiern durch die Eileiter an ihren Bestimmungsort befördert. Der Zutritt der Dotterzellen zum Oviduct wird vermittelt durch die Dotterpforten, die sich bei *Dendr. lacteum, Plan. gonocephala* und *polychroa* als einfache Öffnungen in der Wand des Oviducts finden; ihnen entsprechen bei *Plan. alpina* und (nach Ijima) bei *Polyc. nigra* die sogenannten Dottertrichter, kurze Äste, die in wechselnden Zwischenräumen vom Eileiter abgehen. Die Einwanderung der Dotterzellen in den Oviduct soll nach Stoppenbrink dadurch erfolgen, daß Komplexe von blasigen Zellen, die mit den Pforten und Trichtern in Verbindung stehen und von v. Kennel und Ijima als Verschlußzellen angesehen wurden, ein Secret absondern, daß durch chemotactische Reizwirkung die amöboide Bewegung der Dotterzellen veranlaßt.

Wohin kommen aber nun die Eier und Dotterzellen, wenn sie die Oviducte verlassen haben? Gelangen sie in den „Uterus“ oder bleiben sie im Atrium? Wenn der „Uterus“ sie aufnimmt, bleiben sie während der ganzen Bildungszeit oder nur vorübergehend in diesem Organ? Ist die Bildungsstätte der Kapsel gleich oder verschieden unter den einzelnen Arten? Wie und wo wird die Schale gebildet? Woher stammt die Schalensubstanz? Welche Rolle spielt der „Uterus“ bei der Bildung der Eikapsel? — Das sind die in Betracht kommenden Hauptfragen. Zuerst also

Die Bildungsstätte der Eikapsel.

In seinen „Zoologischen Skizzen“ (1853, p. 186) spricht Max Schultze von einem Raum hinter der Mundöffnung und vor der

Wurzel des Penis, in welchem die Eibildung vor sich gehen soll, was ihm um so natürlicher scheint, als er sich in dem Glauben befindet, die Oviducte ständen mit diesem Raum, dem „Uterus“, in unmittelbarer Verbindung.

Diese irrtümliche Ansicht hat zwar Oscar Schmidt später richtig gestellt (1860, p. 30), indem er nachwies, daß die beiden Eileiter entweder getrennt oder zu einem unpaaren Endabschnitt vereinigt sich in das Atrium öffnen; doch soll durch Kontraktionen der Muskeln der Geschlechtscloake die Mündung der Oviducte an die des Uterusganges gebracht werden können, so daß dieser imstande sei, Eier und Dotter aufzunehmen und durch peristaltische Bewegungen in den Uterus hinabzuführen. Hier würde dann die Bildung der Eikapsel vor sich gehen, die durch die antiperistaltischen Kontraktionen des Uterusganges hinausgeschafft würde.

Die erste Erschütterung erhielt diese Theorie durch Iijima (1884, p. 419 ff.), der den Namen Uterus zwar bestehen läßt, aber auf Grund seiner Untersuchungen zu der Ansicht gelangt, daß dieses Drüsenorgan nichts mit der Vereinigung der sogenannten Keime und des Dotters zu tun habe. Im Uterus hat er die Spermatozoen oder Eizellen gesehen, dagegen glaubt er sicher behaupten zu können, daß bei *Dendr. lacteum* die Eikapselbildung im Atrium vor sich gehe. Dasselbe hält er auch bei *Plan. polychroa* für wahrscheinlich, und bei *Polycelis nigra* mache schon die H-förmige Bildung des Uterus eine solche massenhafte Anhäufung von Ei- und Dotterzellen an einer Stelle unmöglich. Dem Uterus weist er die Rolle einer Schalendrüse zu, wie sie Leuckart bei den Trematoden und Cestoden konstatiert habe.

Kurze Zeit darauf macht Hallez (1887) die Mitteilung, er habe in der Höhlung des Uterus Eier, Spermatozoen, Dotterzellen sowie die durch das Uterusepithel abgesonderte Substanz gesehen, und bezeichnet es daher als unzweifelhaft, daß der Uterus eine Tasche bedeute, in der die Befruchtung der Eier stattfinde. Das vom Uterusepithel gelieferte Secret solle zum größten Teil zur Bildung der Schale verwandt werden, der Rest diene vielleicht zur Erleichterung der Befruchtung und zur Konservierung der Spermatozoen. Er muß allerdings Iijima beistimmen, daß bei *Dendr. lacteum* die Herstellung der Kapsel im Atrium geschehe, hält aber die gegenteilige Ansicht für *Plan. polychroa* aufrecht, bei der sich die Kapsel im Uterus selbst bilden soll.

Ein neues Moment macht v. Kennel in seinen „Untersuchungen

an neuen Turbellarien" (1889, p. 458) geltend. Er hat gefunden, daß bei der Begattung das Sperma in den Uterus gelangt, und sieht deshalb dieses Organ einzig und allein für ein Receptaculum seminis an. Da nach Hallez eine Begattung für mehrere Eikapselbildungen ausreichen solle, müsse ein Aufenthaltsort für das Sperma da sein, der nicht gleichzeitig als Uterus fungieren könne. Hallez gegenüber macht er geltend, daß die von ihm im Uterus gefundenen Eier und Dotterzellen sehr wohl durch Kontraktionen beim Fixieren der Tiere dahin gelangt sein können.

Hallez' Auffassung erhält aber dann wieder durch Bergendal's Befunde (1892, p. 313) eine Stütze. Dieser Autor hat eine der *Plan. polychroa* sehr ähnliche Form untersucht, deren Uterus angefüllt war von einigen 6—8000 Zellen, die sich als Dotterzellen charakterisieren ließen. Da er weder im Uterusgang noch im Atrium eine einzige dieser Zellen habe finden können, hält er es für ausgeschlossen, daß sie vorher im Atrium gelegen hätten und dann sämtlich anormalerweise in den Uterus gedrückt worden seien. Er hält daher den Namen Uterus ohne jede Einschränkung aufrecht.

Chichkoff (1892, p. 553) definiert die Funktion des Uterus genauer und macht auf die Verschiedenheiten im Verhalten der einzelnen Tricladen-Arten aufmerksam. Aus der Tatsache, daß er bei *Dendr. lacteum*, *Plan. polychroa* und *Plan. alpina* Spermatozoen und Eier in der Uterushöhle hat konstatieren können, zieht er den Schluß, daß im Uterus sich in erster Linie die Befruchtung vollziehe. Was die Bildung der Eikapsel beträfe, zeigten sich Verschiedenheiten. Bei *Plan. polychroa* und *alpina* würden die Dotterzellen mit in den Uterus hinabsteigen; die Eikapsel würde also hier mit der Bildung beginnen, später aber zur Fertigstellung in das Atrium gelangen. Bei *Dendr. lacteum* verhalte sich die Sache in sofern anders, als nur die Eier, nicht auch die Dotterzellen in den Uterus kämen; die Folge davon sei, daß zwar auch hier der Uterus als Befruchtungstasche fungiere, daß aber als Ort für die Kapselbildung allein das Atrium in Betracht käme.

Mattiesen (1904, p. 279) kommt auf Grund eingehender Untersuchungen zu dem Resultat, daß bei *Plan. torva* die Bildung der Eikapsel ausschließlich im Atrium vor sich gehe. Bergendal gegenüber hält er es von vornherein für unwahrscheinlich, daß bei so nahe verwandten Turbellarien mit so übereinstimmend gebauten Geschlechtsorganen sich so große Verschiedenheiten in der Funktion zeigen sollten. Ferner scheint es ihm recht unwahrscheinlich, daß

die Kapsel, wenn sie den Uterusgang passiert habe, nicht sofort hinausbefördert würde, sondern erst noch ein Stück in das Atrium zurückgleiten solle. Zu den Angaben verschiedener Autoren, die im Uterus Eier und Dotterzellen gefunden hätten, gibt er folgenden Beitrag (1904, p. 280): „Auch ich habe einmal bei *Plan. torva* im ‚Uterus' Dotterzellen und einige, diesen an Größe etwa gleiche, unregelmässig geformte Gebilde gefunden, die fraglos aus bereits erhärteter Schalensubstanz bestanden. Da aber im Geschlechtsatrium desselben Individuums ein vollkommen intakter, zur Ablage reifer Cocon lag, berechtigt mich diese Beobachtung gerade zum entgegengesetzten Schlusse: eine Coconbildung im Uterus halte ich gerade in diesem Falle für ausgeschlossen, denn es wäre dann nicht recht verständlich, wie diese Zellen und Schalenteile im Uterus zurückgeblieben sein sollten, ohne von der sich bildenden Schale mit umschlossen zu werden. Ich nehme vielmehr an, dass dieselben schon vor der Schalenbildung etwa durch heftige Contraktionen oder anderweitige Störungen unnormalerweise von der übrigen Masse abgesondert und aus dem Geschlechtsatrium in die Schalendrüse hineingelangt sind.“ In dem Uterus sieht er, ähnlich wie IIJIMA, lediglich eine Schalendrüse.

STOPPENBRINK stellt sich nun wieder im wesentlichen auf den Standpunkt von HALLEZ, BERGENDAL und CHICHKOFF: bei der Gattung *Planaria* sammelten sich die Ei- und Dotterzellen im Uterus an, wo sie wahrscheinlich eine weiche, provisorische Hülle erhielten, die vom Drüsenepithel des Organs abgeschieden werde. Die halbfertige Eikapsel käme dann in das Atrium; die definitive Hülle werde von den in das Atrium einmündenden Schalendrüsen hergestellt. Bei der Gattung *Dendrocoelum* sei der Prozeß insofern abgekürzt, als die ganze Kapselbildung sich im Atrium abspiele (1905, p. 524, 525).

UDE verfügt anscheinend über keine eigenen Beobachtungen der Kapselbildung, er ist jedoch der Ansicht, daß eine Aufnahme von Eiern und Dotterzellen in den Uterus nicht stattfinde (1908, p. 348).

STEINMANN (1909, p. 177) besitzt Präparate von Planarien, die den sogenannten Uterus mit Eiern angefüllt zeigen. Da er andrerseits auch gelegentlich Sperma im Lumen dieses Organs gefunden hat, stellt er die Vermutung auf, es könne bei verschiedenen Arten verschieden funktionieren, bei den einen als Uterus, bei den anderen als Receptaculum seminis.

Es stehen sich also in der Hauptsache zwei Anschauungen gegenüber: Auf der einen Seite hält man es für wahrscheinlich, daß

die Bildung der Eikapsel im Atrium vor sich gehe. Auf der anderen Seite wird zwar nicht geleugnet, daß bei einzelnen Arten ein längerer Aufenthalt der jungen Eikapsel im Atrium zu beobachten sei, man hält jedoch daran fest, daß der Uterus irgendwie etwas mit der Bildung der Kapsel zu tun habe, sei es, daß er ausschließlich als Bildungssätte für sie diene, sei es, daß er sie wenigstens während eines Teiles der Entwicklung beherberge. Die Autoren, die für die letztere der beiden Ansichten eintreten, stützen sich auf die mehrfache Beobachtung von Ei- und Dotterzellen in der Höhlung des Uterus. Erklärt wird der Aufenthalt der weiblichen Geschlechtsprodukte in diesem Organ mit der Annahme, daß 1. sich in ihm die Befruchtung vollziehe, 2. daß das vom Uterusepithel gelieferte Secret zum Aufbau der Schalen diene.

Ich selbst habe Eikapselbildung bei *Bdell. punctata*, *Dendr. lacteum*, *Plan. gonocephala*, *polychroa*, *lugubris*, *Polyc. nigra* und *cornuta* untersuchen können. Die Kapsel hatte bei Individuen derselben Art durchweg die gleiche Lage. Der Ort, den die Kapsel einnahm, war das Atrium, das, wie bei den genannten 3 *Planaria*-Arten, mit der Geschlechtshöhle zusammenfällt oder, wie bei den übrigen Formen, durch eine Falte vom „Vorraum" geschieden ist.

Die Figg. F—J und Taf. 17 Fig. 7 veranschaulichen die Lage der Eikapsel während ihrer Bildungszeit bei einigen Formen. Fig. F zeigt ein trächtiges Exemplar von *Dendr. lacteum*. Die Kapsel liegt, wie schon Ijima u. A. richtig angegeben haben, im Atrium. Der Penis ist stark zusammengezogen; die durch ihn in die Kapsel gedrückte Beule ist natürlich nur bei dem fixierten Tier vorhanden.

Fig. G (*Plan. polychroa*) zeigt den Typus der *Planaria*-Arten mit einheitlicher Geschlechtshöhle, die also bei diesen Formen ganz von der jungen Eikapsel ausgefüllt wird. Auch hier fällt der ungemein reduzierte Penis auf.

Bei *Polyc. nigra* (Fig. H) sehen wir eine ähnliche Lage der Kapsel wie bei *Dendr. lacteum*. Daß auch hier der innere Raum, also das Atrium, die Eikapsel aufnimmt, ist auf den ersten Blick deshalb etwas verwunderlich, weil die Eileiter mit ihrem gemeinschaftlichen Endabschnitt, der auch noch die Ausführungsgänge der erythrophilen „Schalendrüsen" aufnimmt, im Unterschied zu anderen Formen in den Vorraum einmünden. Ich habe jedoch bei allen von mir untersuchten Exemplaren von *Polyc. nigra* die Kapsel an der angegebenen Stelle gefunden.

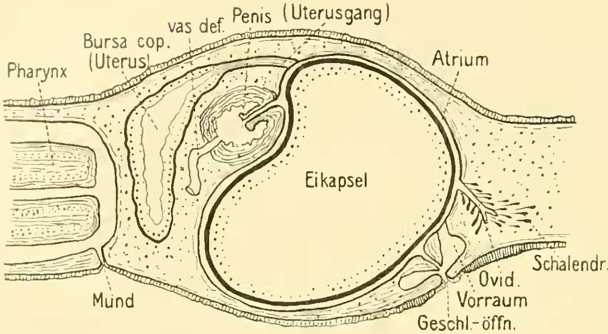


Fig. F. *Dendrocoelum lacteum* mit Eikapsel.

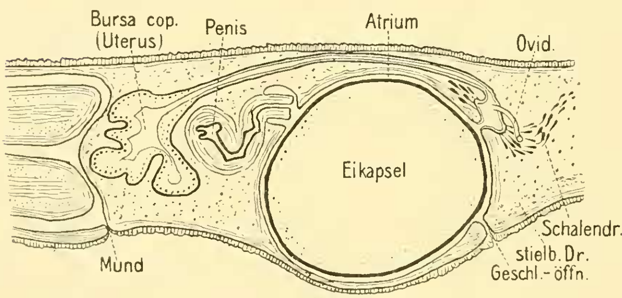


Fig. G. *Planaria polychroa* mit Eikapsel.

Die Lage der Kapsel von *Polyc. cornuta* stimmt mit der von *Polyc. nigra* überein. Bei dieser Form öffnet sich der unpaare Endabschnitt der Eileiter in das eigentliche Atrium.

Bdellocephala punctata (Fig. J) hat ebenfalls eine Trennungsfalte, und auch bei diesem Tier liegt die Kapsel in dem größeren inneren Raum, dessen reichliche Falten größtenteils ausgeglättet sind. Ein Abschluß durch Falten besteht noch, wie gesagt, gegen den Vorraum und gegen den vorderen Teil des Atriums zu, der die so eigentümliche, den Penis ersetzende Vesicula seminis enthält.

Einmal traf ich allerdings auch im Uterus von *Plan. gonocephala* eine Menge Dotterzellen, deren Herkunft ich jedoch genau angeben kann. Im Atrium dieses Individuums lag eine Eikapsel mit einer noch jungen, unvollendeten Schale. Diese war, wie man leicht erkennen konnte, an einer Stelle, wo der Widerstand verhältnismäßig gering war, nämlich an der Einmündungsstelle des Uterusganges, geplatzt. Auf diese Weise wurde aus der Kapsel eine Anzahl Dotter-

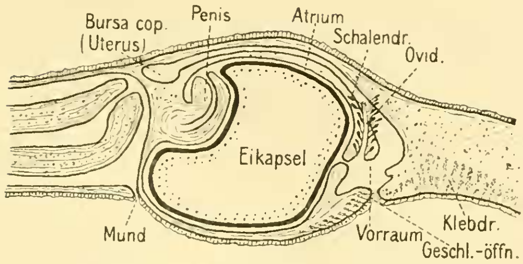


Fig. H. *Polycelis nigra* mit Eikapsel.

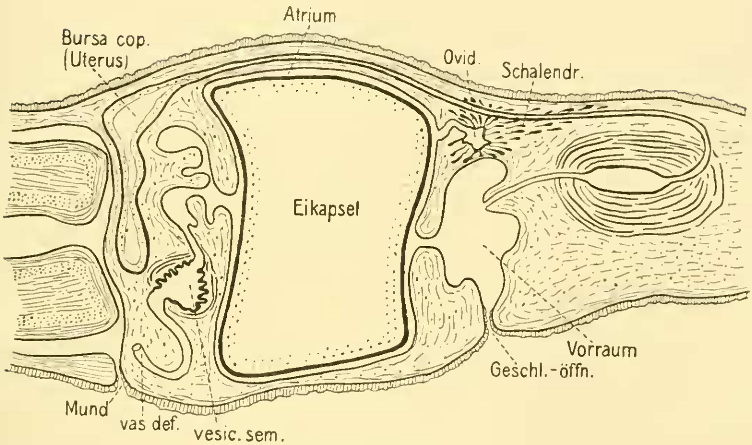


Fig. J. *Bdellocephala punctata* mit Eikapsel.

zellen herausgepreßt, die zum Teil zwischen Kapsel und Atriumwand, zum Teil in den Uterusgang und in den Uterus selbst zu liegen kamen. Dieser entschieden anormale Zustand ist sicher die Folge einer bei der Fixierung geschehenen Verletzung der Kapselschale, die das Ausfließen der Dotterzellen herbeiführte. Es läßt sich nun leicht annehmen, daß bei einem freilebenden, trächtigen Exemplar, wenn es von einem feindlichen Wesen angefallen wird oder sonstwie einen Unfall erleidet, eine ähnliche Verletzung der Kapsel und ein Übertreten von Dotterzellen in den Uterus vorkommen kann. Bleibt das Tier am Leben und wird die Kapsel schließlich abgelegt, so werden die Zellen im Uterus immerhin noch einige Zeit zurückbleiben. Wenn ein solches Geschöpf zur Untersuchung kommt, kann es allerdings zu Mißverständnissen Anlaß geben. Der von Mattiesen beschriebene Fall, den ich auf S. 610 zitiert habe, gibt eine gute

Illustration. Wie Mattiesen die Sache darstellt, waren die Dotterzellen nicht infolge von Kontraktionen bei der Fixierung des Tieres, sondern schon vorher in den Uterus gekommen, da die Kapsel, wie er selbst angibt, keinerlei Verletzung aufwies.

Ich habe im Uterus von *Plan. gonocephala* einmal eine Masse gefunden, mit der ich anfangs durchaus nichts anzufangen wußte. Einige gelbe Körperchen aber, in denen ich die von verschiedenen Autoren beschriebenen „Dotterkugeln" erkannte, ließen mich den Schluß ziehen, daß ich es mit degenerierten Dotterzellen zu tun hätte. Von der im Atrium liegenden Eikapsel können diese meiner Ansicht nach kaum stammen, da sie mit dem Uterussecret zusammen einen völlig strukturlosen Brei darstellen, während die Zellen in der Kapsel gut konserviert sind. Sie scheinen also auch schon längere Zeit im Uterus zugebracht zu haben und auf alle Fälle nicht auf normale Weise dahin gekommen zu sein.

Meine tatsächlichen Befunde weisen schon auf das Atrium als alleinige Bildungsstätte der Eikapsel hin. Bei näherem Zusehen zeigt sich nun vollends, daß ein normaler Aufenthalt der Eier und Dotterzellen im Uterus überhaupt nicht erklärt werden könnte.

Nach Chichkoff (1892, p. 536) sollen die Eizellen aller Tricladen-Arten in den Uterus kommen, um befruchtet zu werden. Auch Hallez, Bergendal u. A. betrachten die Funktion des Uterus, daß sich in ihm die Befruchtung vollzieht, als die wichtigste und hauptsächlichste. Diese Ansicht deckt sich aber keineswegs mit dem, was ich, in Übereinstimmung mit Mattiesen und Stoppenbrink, schon über die Befruchtung ausgeführt habe. Die Eier sind, nachdem sie die mit Sperma gefüllte Tuba passiert haben, besamt; darüber kann kein Zweifel mehr bestehen. Ein Aufenthalt der Eier im Uterus zum Zwecke der Befruchtung ist also nicht mehr erforderlich.

Auch die Angabe mehrerer Autoren, im Uterus bei den Eizellen Spermatozoen gesehen zu haben, vermag eine hier stattfindende Befruchtung nicht darzutun. Nach meinen Beobachtungen verläßt das Sperma bald nach der Begattung den Uterus, jedenfalls bevor die erste Eikapsel gebildet wird, woraus auch zu erklären ist, daß verschiedene Autoren (Ijima, Mattiesen, Ude) niemals Spermatozoen in dieser Tasche gefunden haben. Wenn nun doch einmal dauernd welche zurückbleiben, kann es sich meiner Ansicht nach nur um solche handeln, die die nötige Kraft nicht mehr besitzen, an ihren

Bestimmungsort zu wandern, und die damit auch vielleicht die Fähigkeit, eine Befruchtung herbeizuführen, verloren haben.

Auch mit der Schalenbildung läßt sich ein Aufenthalt der Eier und Dotterzellen im Uterus nicht in Zusammenhang bringen. Die Vermutung einer Reihe von Autoren, der Uterus sei das Organ, in dem das Ei seine Schale erhält, wird schon durch das allgemein anerkannte abweichende Verhalten von *Dendr. lacteum* in ein schiefes Licht gestellt. Denn so verschieden voneinander sind weder die Schale der Kapsel noch die in Betracht kommenden Teile des Geschlechtsapparats, daß man eine verschiedene Art der Schalenbildung ohne weiteres verstehen könnte. Zudem ist in der ganzen Tricladenliteratur keine einzige Angabe zu finden, aus der zu entnehmen wäre, daß jemand eine sich bildende Eikapsel mit einer noch jungen Schale im Uterus gesehen hätte. Allein aus dem Vorhandensein von Ei- und Dotterzellen im Uterus von *Plan. polychroa* und *alpina* schließt Chichkoff, daß hier die Bildung der Schale ihren Anfang nehme, und Stoppenbrink hat für seine Annahme, daß von dem Uterusepithel eine provisorische Hülle um die Ei- und Dottermasse hergestellt werde, nicht die geringsten Anhaltspunkte.

Ein Aufenthalt der Eier und Dotterzellen im Uterus zwecks Aufbau der Schale ist demnach durchaus nicht erwiesen und ebensowenig eine dahin zielende Notwendigkeit des Aufenthaltes. Denn Iijima (1884, p. 420, 421) und Mattiesen (1904, p. 280) sehen die Uterustasche als reine Schalendrüse an, ohne daraus zu folgern, daß Eier und Dotter in dieses Organ geführt werden. Meine Untersuchungen haben nun gar ergeben, daß der Uterus und sein Secret bei dem Aufbau der Schale überhaupt nicht beteiligt sind. Die Einzelheiten der Schalenbildung, auf die ich erst an einer anderen Stelle näher eingehen werde, deuten darauf hin, daß nicht allein bei *Dendr. lacteum*, sondern bei allen von mir untersuchten Süßwassertricladen die Schalenbildung sich im Atrium abspielt.

Endlich spricht auch die ganze Anlage des Geschlechtsapparats der Süßwassertricladen gegen eine anfängliche Bildung der Eikapsel in der Höhlung des Uterus. Bei *Dendr. lacteum* mündet der unpaare Abschnitt der Oviducte vom Schwanzende her in das Atrium ein. Um in den Uterus zu gelangen, müßten die Eier, und nach Chichkoff nur die Eier, durch die Öffnung der diaphragmaartigen Trennungsfalte in den Vorraum und von da in den Uterusgang gedrückt werden. Nachher müßten die Eier denselben Weg zurück, wobei die Möglichkeit, die durch das angehäufte Dottermaterial trichter-

förmig nach außen gerichtete Trennungsfalte (vgl. Taf. 17 Fig. 7) zu passieren, ohne aus der Geschlechtsöffnung gedrängt zu werden, aufs äußerste beschränkt wäre. Unklar ist auch, wie sich die Eizellen in der Kapsel verteilen sollten, und endlich wäre wohl, wenn die Eier sich nicht sehr beeilten, die Dottermasse bei ihrer Ankunft schon mit der sich bildenden Schale umgeben. Auch dürfte im Uterusgang der nach der Uterushöhlung gerichtete Wimperschlag den durchgleitenden Eiern einen merklichen Widerstand entgegensetzen. Bei *Polyc. nigra* münden zwar Uterusgang und Eileiter in den Vorraum, aber hier besteht die schon erwähnte Schwierigkeit, daß der H-förmige Uterus wohl kaum eine Eikapsel aufnehmen könnte; außerdem wäre bei *Polycelis*, wie bei allen Tricladen, der Gang zu eng. Bei *Bdellocephala punctata* wäre die Papille, in die der Uterusgang einmündet, zur Aufnahme der weiblichen Geschlechtsprodukte äußerst ungeeignet: dazu hätte die mächtige Eikapsel in dem auffallend kleinen Uterus mit einer Muskulatur, die sich ebenso wie bei anderen Tricladen mit einer Basalmembran verwechseln läßt (Ijima nach Ude), keinen Platz, und wie könnte sie jemals den langen, engen, eine Schleife bildenden Gang passieren?

Die Vermutung Steinmann's (1909, p. 117), der Uterus könne bei verschiedenen Arten verschieden funktionieren, kann ich, ebenso wie Mattiesen, nicht teilen. Bei den von mir untersuchten Arten von *Dendr.* und *Plan.* lassen sich in bezug auf Begattung, Befruchtung und Schalenbildung keinerlei prinzipielle Verschiedenheiten nachweisen, die eine Möglichkeit für verschiedene Funktion des Uterus offen ließen. Von *Bdelloc.* und *Polyc.* habe ich allerdings leider keine Begattung beobachten können; doch stehen gerade diese beiden Formen am allerwenigsten im Verdacht, die Eibildung im Uterus zu bewerkstelligen, während gegen die Auffassung kaum etwas einzuwenden ist, daß der Uterus zur Aufnahme des Spermas dient. Bei *Bdelloc. punctata* soll das nach Ude (1908, p. 360—362) dadurch geschehen, daß der Endabschnitt in eine ausstülpbare Papille ausläuft und vermittels einer besonderen Pumpvorrichtung, eines Muskellagers um den Gang herum (Fig. 9), das wie ein Gummiball wirkt [1], das Sperma aus der Vesicula des anderen Tieres einsaugt. Wenn

1) Ein ähnlicher, allerdings viel schwächer entwickelter Ringwulst findet sich auch bei *Polyc. cornuta* und hängt anscheinend auch mit dem etwas reduzierten Penis zusammen (vgl. die Zeichnung p. 174 in Brauer's „Süßwasserfauna Deutschlands“).

man noch den Standpunkt Micoletzky's (1907, p. 424) berücksichtigt, der für den Typus *Plan. alpina* dieselbe Funktion des Uterus in Anspruch nimmt, was Steinmamn unwidersprochen läßt, verliert dessen oben erwähnte Vermutung jegliche Grundlage.

Man kann also allgemein für die Süßwassertricladen die Behauptung aufstellen, daß der bisher sogenannte Uterus nichts mit der Bildung der Eikapsel zu tun hat. Die Bildungsstätte der Eikapsel ist das Atrium.

Diese Feststellung gewinnt noch dadurch an Gewicht, daß sie in vollem Einklange steht mit dem Ergebnis der Untersuchungen von Böhmig (1906) und Wilhelmi (1909) an Seetricladen. Bei *Sabussowia* und *Cercyra* hat schon Böhmig (1906, p. 464) Kapselbildung im Atrium beobachtet, Wilhelmi (1909, p. 256 ff.) nachher auch bei den noch zweifelhaften Procerodiden. Für *Bdelloura, Syncoelium* und *Uteriporus* war es von vornherein klar, daß die Eikapselbildung nur im Atrium stattfinden könne, da bei diesen Formen der „Uterusgang" sich durch einen eigenen Porus nach außen öffnet und somit keinerlei Verbindung zwischen „Uterus" und Eileitern besteht.

Bei der Begattung der Seetricladen wird das Sperma, wie Wilhelmi beobachten konnte, in den Uterus entleert, ähnlich wie wir das bei den Süßwasserformen gesehen haben. Wie eng dieses Organ mit der Befruchtungsweise verknüpft ist, zeigt sich bei den Arten *Cercyra hastata, Cerbussowia cerruti, Sabussowia dioica* (Wilhelmi, 1909, p. 106), die die Übertragung des Spermas nicht durch eine Begattung bewerkstelligen, sondern in der Weise, daß ein Individuum dem anderen mit dem bewaffneten Penis Wunden beibringt, durch die das Sperma in das Körperparenchym entleert wird; damit Hand in Hand geht eine Rückbildung des überflüssig gewordenen Uterus.

Die Schalenbildung.

Die Angaben der Autoren über die Schalenbildung bei den Süßwassertricladen fußen auf spärlichen und lückenhaften Beobachtungen und beschränken sich oft nur auf Vermutungen, die sich aus dem Vergleich mit anderen Tierformen ergeben.

Ijima (1884, p. 421) ist der Ansicht, daß das zur Bildung der Schale verwandte Secret dem Epithel des sogenannten Uterus entstamme, in dem er also eine Schalendrüse vermutet, wie sie Leuckart bei den Trematoden und Cestoden konstatiert hat. Eigentümlich sei allerdings, daß bei *Dendr. lacteum* der Uterusgang, durch den

das Secret befördert werde, nicht in die Penisscheide, wo seiner Beobachtung nach sich die Eikapsel entwickle, sondern in den Vorraum münde. Überdies lasse sich nicht von der Hand weisen, daß das drüsige Epithel der Atriumwand selbst als schalenbildend in Betracht komme. Woher bei den Landtricladen die Kapselschale stamme, sei rätselhaft, da die als Uterus bezeichnete Höhlung der Landtricladen dem Uterus der Süßwassertricladen keineswegs homolog sei und jenen Formen ein entsprechendes Drüsenorgan, das als Schalendrüse gedeutet werden könnte, fehle.

Auch Mattiesen (1904, p. 181) hält es für wahrscheinlich, daß wenigstens ein Teil der Schalensubstanz von einer Schalendrüse, nämlich dem „Uterus", herrühre. Er stützt sich darauf, daß ein Teil der nicht homogenen Schalenmasse mit dem Secret des Uterusepithels große Ähnlichkeit habe. Ausschlaggebend für seine Auffassung ist aber anscheinend nur der Umstand, daß er für den „Uterus", den er weder als Ort für die Eikapselbildung noch als Receptaculum seminis anerkennen kann, eine Funktion sucht.

Woodworth ist (1881, p. 37) für *Phagocata gracilis* der Ansicht, daß die Schale von dem Drüsenepithel des Uterusganges ausgeschieden werde; er betont, daß er den Uterus der Tricladen und die Schalendrüse der Cestoden nicht als Homologa betrachte.

Chichkoff und Stoppenbrink stimmen miteinander in der Annahme überein, daß der Uterus, der die Eier während ihrer Ausbildung beherberge, auch beim Aufbau der Schale eine Rolle spiele; in den Einzelheiten gehen sie jedoch stark auseinander.

Nach Chichkoff (1892, p. 535) beschränkt sich die schalenbildende Eigenschaft des Uterus auf einzelne Formen, bei denen die Bildung der Eikapsel zum Teil in diesem Organ vor sich gehe. Aber auch hier liefere das Uterusepithel nicht die ganze Schalenmasse, sondern die Schale werde, nachdem die junge Kapsel vom Uterus in das Atrium befördert worden sei, auf Kosten eines Secrets, das von den das Atrium auskleidenden Drüsenzellen abgesondert werde, fertiggestellt. Bei *Dendr. lacteum* komme der Uterus als schalenbildend deshalb nicht in Betracht, weil die Kapsel sich während ihrer Entwicklung nicht in diesem Organ, sondern ausschließlich im Atrium aufhalte. Infolgedessen solle hier das Drüsenepithel des Atriums das ganze zum Aufbau der Schale erforderliche Secret abgeben.

Stoppenbrink (1905, p. 524) weist dem Uterus ebenfalls eine schalenbildende Eigenschaft zu. Die Ei- und Dottermasse soll bei

denjenigen Tricladen, deren Eikapseln zeitweilig im Uterus liegen, in diesem Organ eine provisorische Hülle erhalten. Das Secret, das die eigentliche Schale liefere, sei ein Produkt der „Schalendrüsen", d. h. der erythrophilen Drüsen, die bei den Tricladen bald in den Endabschnitt des Uterusganges und die angrenzenden Teile des Atriums, bald in den unpaaren Teil der Oviducte einmünden. Stoppenbrink nimmt damit einen Standpunkt ein, den wir schon bei v. Kennel, Ijima und Chichkoff angedeutet finden und der von Bergendal in aller Deutlichkeit vertreten wird (1892, p. 315).

Lang bezeichnete die erwähnten Drüsen bei *Gunda segmentata* und ebenso Ijima bei den Süßwassertricladen (1884, p. 425) als Eiweißdrüsen. Stoppenbrink stellt sie (1905, p 523) mit den von Lang in seiner Monographie der Polycladen (1884, p. 310) beschriebenen Schalendrüsen zusammen und weist darauf hin, daß diese sich ihrem Wesen nach vollkommen mit den in Frage stehenden Drüsen der Paludicolen decken.

Lang hält es (1884, p. 312), trotzdem ihm direkte Beobachtungen fehlen, für unzweifelhaft sicher, daß die Schale der Polycladeneier ein Produkt der Schalendrüsen sei, da „Uteruseier" und solche, die man gelegentlich im Eileiter fände, noch schalenlos seien, so daß eine andere Herkunft der Schale als die genannte ausgeschlossen erscheine.

v. Graff hat später (1899, p. 239) bei den Landtricladen einwandsfrei nachgewiesen und in fig. 83 zur Anschauung gebracht, daß die Schalendrüsen tatsächlich mit der Bildung der Schale in Zusammenhang ständen.

Eine Schwierigkeit hat aber v. Graff schon erkannt. Wie wird das beim Verlassen der Drüsen noch flüssige Secret zur harten Schale? Seine Angabe, daß das Secret in dem Moment erhärte, in dem es auf die Kapsel aufgegossen werde, enthält natürlich keine Erklärung. Eine weitere Schwierigkeit ist die gleichmäßige Verteilung des Secrets. v. Graff meint, sie werde dadurch bewerkstelligt, daß die Atriummuscularis die Kapsel in rotierende Bewegung versetze, eine Vermutung, die sich aber nicht näher begründen läßt. Damit ist auch keineswegs erklärt, wie eine Schichtung der Schale zustande kommt, die v. Graff bei Landtricladeneiern erkannt hat.

Auch Wilhelmi geht in seiner Monographie der Seetricladen (1909, p. 257) auf die Frage ein, warum das Secret der Schalendrüsen erhärte, während doch das Secret der erythrophilen Drüsen

— und als solche wären die Schalendrüsen nach Bau und Reaktion anzusehen — weich bliebe. Seiner Ansicht nach kämen zwei Erklärungsmöglichkeiten in Betracht. Entweder erfolge das Erhärten durch Hinzutritt eines anderen, nicht erythrophilen Secrets, das unter Umständen vom Uterus geliefert werde, oder, was Wilhelmi für das wahrscheinlichere hält, das Erhärten oder Weichbleiben des erythrophilen Secrets wäre von dem Fehlen oder der Anwesenheit von cyanophilem Secret abhängig. Da tatsächlich in die Kanäle des Copulationsapparats und in die Genitalhöhle nicht eine einzige cyanophile Drüse münde, während sonst im allgemeinen die beiden Drüsenarten zusammen vorkämen, ließe sich annehmen, das cyanophile Secret stelle einen das erythrophile neutralisierenden Stoff dar, der das Erhärten des letzteren verhindere.

Ein ganz neues Moment bringt Mattiesen (1904, p. 281) mit der Feststellung, daß die Schale der Süßwassertricladeneier keine einheitliche Substanz sei, sondern bei jungen Stadien deutlich zwei Bestandteile erkennen lasse. In einer feinkörnigen Grundsubstanz seien kleine Tröpfchen eingebettet, die eine regelmäßige Anordnung aufwiesen, indem ihre Größe nach der Außenseite der Schale hin bedeutend zunehme. Seiner Ansicht nach sind die beiden Substanzen wohl auch verschiedener Herkunft. Während er aber im „Uterus" das die Grundsubstanz liefernde Organ erblickt, läßt er die Frage nach dem Ursprung der Tröpfchen offen. Er hält es zwar nicht für ausgeschlossen, daß sie von der die Kapsel umschließenden Wand des Atriums herrühren könne, jedoch seien die Epithelzellen dieser Wand infolge der gewaltigen Dehnung so außerordentlich flach, daß er eine starke secretorische Tätigkeit derselben nicht annehmen könne. Die weitere Entwicklung der Schale gehe so vor sich, daß die Tropfen sich auflösten und, wenn sie nur noch als feine Granula sichtbar seien, sich in parallelen, die Schale der Quere nach durchsetzenden Reihen anordneten, die sich schließlich als feine Stäbchen zu erkennen gäben. Die fertige Schale zeige drei Schichten: eine äußere, stark ausgebildete Stäbchenschicht, dann folge eine hellere, homogene, viel dünnere Schicht, der sich nach innen zu eine zähe, membranartige Schicht anschließe.

Fassen wir also zusammen, was über den Ursprung der Eikapselschale der Tricladen bisher angenommen wurde, so ergibt sich, daß 1) der Uterus entweder als Ort der Kapselbildung oder als eigentliche Schalendrüse 2) das Epithel der Atriumwand und schließlich 3) die erythrophilen Schalendrüsen als schalenbildend

in Betracht gezogen werden. Durch MATTIESEN's Feststellung, daß die Schale sich aus zwei verschiedenen Substanzen zusammensetze, werden die aufgestellten Hypothesen insofern berührt, als es jetzt zweifelhaft wird, welcher Teil von den genannten Organen herstammt.

Ich selbst habe nun verschiedene Beobachtungen gemacht, die vielleicht zur Klärung der Schalenfrage etwas beizutragen vermögen.

Die Angaben MATTIESEN's über das Aussehen der in Bildung begriffenen Kapselschale kann ich bestätigen. Bei allen von mir untersuchten Arten konnte ich die beiden Bestandteile der Schale feststellen: größere und kleinere Tröpfchen eingelagert in einer fast homogenen Grundsubstanz. Die Tröpfchen hatten bei meinen Präparaten gelbe bis hellbraune Farbe und zeigen demnach die Verfärbung, wie sie von der Schale bei fixiertem Material auch von anderen Würmern bekannt ist und normalerweise erst bei oder nach der Ablage der Eier in Erscheinung tritt. Die angewandten Färbemittel waren ohne Einfluß auf das Aussehen der Tropfen. Die Grundsubstanz wurde durch Chromotrop lebhaft rot gefärbt. Meiner Meinung nach ist sie homogen oder nahezu homogen; die Feinkörnigkeit, die MATTIESEN erwähnt, möchte ich eher auf die schon begonnene Auflösung der Tröpfchen zurückführen als auf eine ursprüngliche Eigenschaft der Substanz selbst.

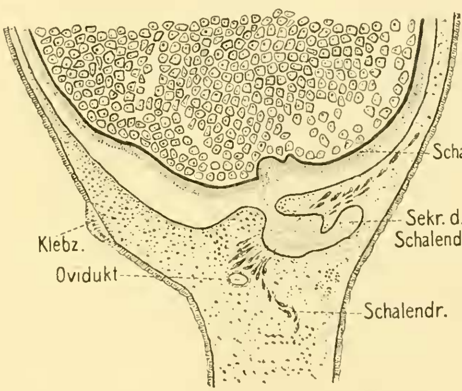


Fig. K. *Planaria gonocephala* mit Eikapsel. Sagittalschnitt durch die Mündungsstelle der Bursa cop.

Wo kommen nun die beiden Bestandteile der Schale her? Fig. K gibt für den einen Teil Aufschluß. Die Schale selbst ist bei diesem Exemplar von *Plan. gonocephala* in ihrer Entwicklung schon etwas vorgeschritten. Man erkennt deutlich die von MATTIESEN erwähnte Sonderung der homogenen Innenschicht von der äußeren Schicht mit den schon bedeutend verkleinerten Tröpfchen. Der erweiterte

Endabschnitt des Uterusganges ist erfüllt von einer homogenen, rot gefärbten (Chromotrop) Masse, die an vielen Stellen deutlich einen Zusammenhang mit den erythrophilen „Schalendrüsen" zu erkennen gibt. Andrerseits steht dieses Secret mit der jungen Schale in Verbindung, wodurch erwiesen wird, daß es sich am Aufbau der Schale beteiligt. Die erythrophilen Schalendrüsen sind es also, die das Secret für die Grundsubstanz der Schale liefern.

Ich konnte den Zusammenhang zwischen der Schale und dem Secret der Schalendrüsen in ganz übereinstimmender Weise bei mehreren Exemplaren sehen; jedoch gehören sie alle der Gattung *Planaria* an. Wenn ich ohne direkte Beobachtungen auch von den übrigen Tricladen-Gattungen behaupte, daß die Grundsubstanz der Schale ein Produkt der erythrophilen Schalendrüsen sei, so ist dies auf folgende Umstände zurückzuführen: erstens sind die Schalendrüsen, wie das verschiedentlich auch von anderer Seite betont wurde, allgemein unter den Tricladen verbreitet und zeigen bei allen von mir untersuchten Typen übereinstimmendes Aussehen und relativ gleichstarke Ausbildung. Zweitens steht ihr Mündungsbezirk bei allen Verschiedenheiten unter den einzelnen Gattungen und Arten immer irgendwie mit dem Eileiter in Beziehung, in der Weise, daß es den Eiern und den Dotterzellen, bevor sie sich im Atrium ansammeln, ermöglicht wird, die Secretionstätigkeit der Drüsen, etwa durch Druck, auszulösen. Endlich spricht für meine Auffassung ein Vergleich mit einer anderen Tricladen-Gruppe. Ich habe schon einmal auf die fig. 83, p. 239 in v. Graff's Monographie der Landtricladen hingewiesen. Vergleicht man diese Figur mit meiner Fig. K, so erkennt man ohne weiteres das übereinstimmende Verhalten des Secrets der Schalendrüsen. Es ist allerdings sehr wahrscheinlich, daß auch bei den Landtricladen sich die Zusammensetzung der Schalensubstanz aus verschiedenen Teilen wird nachweisen lassen, zumal auch v. Graff, ähnlich wie Mattiesen bei *Planaria torva*, bei den Landtricladeneiern eine Schichtung der Schale beobachtet hat. In diesem Falle würden die Schalendrüsen auch bei den Landtricladen nur den einen Bestandteil, die Grundsubstanz, liefern. Es scheint danach, daß die erythrophilen Schalendrüsen nicht allein im Bau, sondern auch in der Funktion übereinstimmend, allen Tricladen, vielleicht auch den Polycladen, eigen sind.

Der zweite Bestandteil der Schale, die Tröpfchen, wird von den Dotterzellen der sich bildenden Eikapsel geliefert. Auf Schnitten

durch junge Stadien der Kapsel findet man teils innerhalb, teils zwischen den Dotterzellen größere und kleinere Kügelchen, die in Aussehen und Farbe vollkommen den schon besprochenen Schalentröpfchen entsprechen (Taf. 17 Fig. 5). Im Innern von älteren Kapseln ist ihre Anzahl schon geringer, auch finden sie sich nur noch selten in den Dotterzellen. In der fertigen Kapsel kommen sie oft gar nicht mehr, meist aber in beschränkter Menge vor.

Mattiesen hat diese Gebilde in der Kapsel gesehen; er schreibt (1904, p. 284): „Ausserdem habe ich oft zwischen den Zellen in wechselnder Zahl sehr kleine, meist kugelige Gebilde gefunden, die manchmal im Innern einige Bläschen aufwiesen. Sie schienen mir aus derselben Substanz zu bestehen wie die Schale und dürften in dem Falle vielleicht zu Beginn der Schalenbildung ins Innere gelangt sein."

Daß aber diese Körperchen nicht von außen ins Innere gelangt sind, sondern tatsächlich den Dotterzellen entstammen, wird dadurch bewiesen, daß sie sich schon in den reifen Zellen der Dotterstöcke vorfinden. Hier sind sie auch von zahlreichen Beobachtern gesehen und beschrieben worden, nur kannte man ihre Bestimmung nicht. Diese Gebilde sind bekannt unter dem Namen „Dotterkugeln". Da auf meinen Präparaten die Dotterkugeln dieselbe Gestalt und Größe und auch die schon erwähnte Gelbfärbung aufwiesen wie die Schalentröpfchen, so war die Identität der beiden Gebilde leicht festzustellen.

Die Beteiligung der Dotterzellen an dem Aufbau der Schale konnte ich in ganz übereinstimmender Weise bei allen von mir untersuchten Tricladen-Arten vorfinden.

Die Entwicklung der Schale stellt sich unter Berücksichtigung dessen, was Mattiesen schon angegeben hat (1904, p. 281), folgendermaßen dar (vgl. Taf. 17, Fig. 1—4). Die nach dem Atrium strebenden Eier und Dotterzellen regen durch Druck (vgl. Wilhelmi, 1909, p. 257) in dem unpaaren Teil der Eileiter und in dem Endabschnitt des Uterusganges die Secretion der Schalendrüsen an. Sind die Eier und Dotterzellen im Atrium versammelt, so verlassen die Schalenkügelchen die Dotterzellen, gelangen an die Oberfläche und ordnen sich hier in der von außen hinzutretenden Grundsubstanz so an, daß die größeren Kügelchen nach außen, die kleineren nach innen zu liegen kommen. Während nun die Schalenkügelchen mehr und mehr von der Grundflüssigkeit zum Zerfall gebracht werden, sondert sich nach innen zu ein mehr oder weniger schmaler Streifen

ab, der durch sein homogenes Aussehen, bei *Dendrocoelum* und *Bdellocephala* auch durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen und hellere Färbung, sich deutlich von der bedeutend breiteren, schließlich einen grobkörnigen Brei bildenden Außenschicht absetzt, ohne jedoch von dieser scharf abgegrenzt zu sein. Anfangs ist diese Innenschicht noch flüssig, denn sie läßt nachkommende Dotterkugeln immer noch durch (Taf. 17 Fig. 1). Nach und nach wird sie fester, was an Exemplaren zu erkennen ist, die sich bei der Fixierung kontrahiert haben; durch den ungleichmäßigen Druck der die Kapsel umgebenden Muskelmasse wird zuweilen die breiige Außenmasse auf die eine Seite zusammengedrängt, während auf der anderen Seite der Inhalt der Kapsel nur noch von der Innenschicht zusammengehalten wird, die demnach eine gewisse Zähigkeit besitzen muß.

Die fertige Schale zeigt meinen Beobachtungen entsprechend zwei Schichten (Taf. 17, Fig. 4): erstens eine äußere, dunklere Schicht, die von feinen Porenkanälchen durchzogen ist und den Eindruck macht, als sei sie aus lauter feinen Stäbchen zusammengesetzt; zweitens schließt sich nach innen eine hellere, homogene Schicht an, deren Breite wechselt und im allgemeinen bei *Planaria* mächtiger ist als bei *Dendrocoelum* und *Bdellocephala*. Zugleich hat die ganze Schale bedeutend an Dicke abgenommen — nach MATTIESEN etwa um $^2/_3$ der ursprünglichen Dicke —, sie wird aber dafür härter und spröder. Eine dritte innere Membran, die MATTIESEN erwähnt und zeichnet, konnte ich nirgends feststellen; allerdings standen mir Kapseln von *Plan. torva*, die er untersucht hat, nicht zur Verfügung. Einmal habe ich bei *Plan. gonocephala* eine ganz dünne Membran beobachtet, die aber der äußeren Stäbchenschicht aufgelagert war. Ich kann mir über diese Erscheinung, die mir sonst nirgends mehr begegnete, nicht volle Rechenschaft geben, vermute jedoch, daß sie mit der Stielbildung in irgendwelchem Zusammenhang steht. Wie die Stäbchenschicht zustande kommt, ist schwer zu sagen; von einer Durchsetzung der Schale durch Pseudopodien der Dotterzellen, was MATTIESEN für möglich hält, kann wegen der frühen Ausbildung der festen, porenlosen, inneren Schicht keine Rede sein.

Die Eikapselschale der Tricladen wird also gebildet aus den Schalenkügelchen, die den Dotterzellen entstammen, und einer flüssigen Grundsubstanz, die zur Verarbeitung der Schalenkügelchen dient und von den erythrophilen Schalendrüsen ausgeschieden wird.

Die Eigenschaft der Dotterzellen, sich an der Schalenbildung zu beteiligen, wurde durch HENNEGUY (1906) und GOLDSCHMIDT (1909) schon bei einer anderen Platoden-Gruppe, den Trematoden, nachgewiesen, und meiner Ansicht nach bedarf es nur der entsprechenden Untersuchungen, um den Nachweis zu erbringen, daß bei allen Platoden die Dotterzellen eine ähnliche Bestimmung haben.

Nach HENNEGUY und GOLDSCHMIDT wird das Material für die Eischale der Trematoden nicht von der Schalendrüse ausgeschieden, sondern stammt von den Dotterzellen, die es in Gestalt der schon LEUCKART bekannten gelben Körner bilden und im Anfangsteil des Uterus entleeren. Bei diesen Formen wird demnach die ganze Schalensubstanz von den Dotterzellen geliefert; ein Secret, das mit der Grundsubstanz der Tricladeneierschalen verglichen werden könnte, scheint bei den Trematoden nicht zu existieren. Allerdings erwähnt GOLDSCHMIDT (1909, p. 488) eine Kittsubstanz, die ab und zu die Schalentröpfchen in der Weise miteinander verbindet, daß eine wabenartige Struktur der Schale entsteht. Diese Schalen bauen sich dann aus radiär gestellten Prismen auf, die einer aus zusammengeflossener Schalensubstanz bestehenden Membran aufsitzen; auf diese Weise kommt eine an die Tricladeneierschalen erinnernde Schichtung zustande. Die Tröpfchen selbst zeigen in beiden Klassen keine wesentlichen Verschiedenheiten. Die von GOLDSCHMIDT angeführte gelbe Färbung, die Unempfindlichkeit gegen die meisten Reagentien wurde schon früher bei der Beschreibung der Dotterkugeln der Tricladen erwähnt. Auch die Vacuolenbildung innerhalb der Schalentröpfchen konnte ich bei den Tricladen beobachten.

Wenn aber GOLDSCHMIDT (1909 p. 485) angibt: „Die Entleerung der im Gegensatz zu den Dottersubstanzen in fettlösenden Agenzien unlöslichen gelben Körner der Dotterzellen hatte schon LEUCKART beobachtet, ohne sie aber mit der Eischalenbildung in Zusammenhang zu bringen“, ist das nicht ganz zutreffend. In seinen „Parasiten des Menschen“ (p. 232) vertritt LEUCKART zwar die Ansicht, daß die Schalensubstanz bei den Trematoden ein Secret der Schalendrüse sei, glaubt aber, „die gelbe Farbe derselben (der Schale) auf die Dotterzellen zurückführen zu müssen, welche nach dem Übertritt in die weiblichen Leitungswege die in sie eingelagerten gelben Körner mehr oder minder vollständig verlieren und nach außen hervortreten lassen, sodaß diese dann mit dem an sich farblosen Secrete der Schalendrüse verschmelzen können“.

Die Ansicht GOLDSCHMIDT's, die Dotterzellen seien gar keine

Dotterzellen und spielten bei der Ernährung des Embryos keine Rolle (1909, p. 495), läßt sich auf keinen Fall auf die Turbellarien ausdehnen. Wenn bei den Tricladen zwecks Aufnahme der Dotterzellen ein Embryonalpharynx entsteht, der später wieder zurückgebildet wird, kann kein Zweifel darüber bestehen, daß die Dotterzellen, ob sie nun echten Dotter enthalten oder nicht, zur Ernährung des Embryos dienen.

Aus privaten Mitteilungen, die mir Herr Prof. Dr. E. Bresslau [1]) gemacht hat, weiß ich nun, daß auch bei Rhabdocölen, speziell bei *Mesostomum ehrenbergi*, die Dotterzellen an der Herstellung der Schale für die Wintereier teilnehmen. In Wintereiern, die in jungen Bildungsstadien fixiert wurden, sieht man (Taf. 17 Fig. 6), ganz ähnlich wie bei den Tricladen, zwischen den Zellen die nach der Oberfläche strebenden Schalentröpfchen, die sich in keiner Weise von den entsprechenden Gebilden der Tricladen und Trematoden unterscheiden und in späteren Stadien nicht mehr zu finden sind. Im Gegensatz zu den Tricladen und in Übereinstimmung mit den Trematoden wird bei *Mesostomum* die Schale ausschließlich durch Zusammenfließen der Dotterkugeln hergestellt, ohne daß etwas der Grundsubstanz der Tricladeneier Ähnliches hinzutritt. Die junge Schale der Wintereier von *Mesostomum* ist, wie die Figur (Taf. 17 Fig. 6) erkennen läßt, homogen und weist nur stellenweise kleine Bläschen auf, die auf die Vacuolenbildung innerhalb der Schalenkügelchen zurückzuführen sind; im übrigen zeigt sie dieselbe Färbung wie die Schalenkügelchen im Innern des Eies. Natürlich sind diese Schalenkügelchen schon in den reifen Dotterstöcken anzutreffen. Ihr Auftreten in den Dotterzellen bedingt das auffallende, undurchsichtige und milchige Aussehen der Dotterstöcke bei Tieren, die unmittelbar vor der Bildung von Wintereiern stehen. Die in diesem Stadium fixierten Exemplare lassen schon äußerlich durch das charakteristische Braunwerden der Dotterstöcke auf das Vorhandensein von Schalensubstanz schließen. Daß die Sommereier von *Mesostomum* keine harte Schale haben, hängt damit zusammen, daß zu ihrer Herstellung nur unreife Dotterzellen zur Verwendung kommen. Über das Wesen und den Ursprung der dünnen, weichen Hülle der Sommereier habe ich keine Untersuchung angestellt.

---

1) Herr Prof. Dr. Bresslau hatte die Freundlichkeit, mir die in Betracht kommenden Präparate zur Verfügung zu stellen, und gestattete mir, eine entsprechende Zeichnung anzufertigen und hier zu veröffentlichen.

So hat also ANTON SCHNEIDER doch recht gehabt, der 1873 (p. 46) mit der Behauptung hervortrat, was übrigens auch schon O. SCHMIDT (1888) vermutet hatte, daß die Schale der Turbellarieneier ein Produkt der Dotterzellen sei; ja er hat schon ganz richtig die nach der Sommerperiode in den Dotterzellen von *Mesostomum ehrenbergi* auftretenden stark lichtbrechenden Körner für die mutmaßliche Schalensubstanz angesehen. Die Unterlagen, die er für seine Theorie gab, konnten allerdings der Kritik seines Gegners LUDWIG (1874, p. 25), dem sich auch v. GRAFF (1882, p. 141) anschloß, nicht standhalten.

Die Anheftung der Eikapsel.

Während *Planaria alpina* und *Polycelis cornuta* ihre Eikapseln frei ins Wasser ablegen, befestigen sie die übrigen Süßwassertricladen an der Unterseite von Steinen, Pflanzen und dergleichen. Die Anheftung geschieht meist vermittels eines weißlichen Flüssigkeitstropfens, der im Wasser zu einer zähen Masse erstarrt. Einige Arten aber (*Plan. fusca*, *gonocephala*, *polychroa* und *lugubris*) versehen ihre Kapseln mit einem dünnen Stiel, der am Grunde durch eine stempelförmige Abplattung die Anheftung erleichtert. Dieser Stiel, der ungefähr die braune Farbe der Kapsel hat, ist bei der Ablage derselben noch ziemlich zäh und dehnbar, denn er läßt sich noch stark in die Länge ziehen, wenn man das bei der Ablage begriffene Tier von der Unterlage abhebt.

Über die Herkunft der Anheftungssubstanz und des Stieles finden sich in der Literatur nur spärliche Angaben. MAX SCHULTZE vermutet, daß das sogenannte muskulöse Drüsenorgan das zur Anheftung der Kapsel dienende Secret ausscheide. IIJIMA zitiert die Ansicht MAX SCHULTZE's, ohne sich jedoch mit ihr befreunden zu können; er selbst gibt an, daß er über die Herkunft dieses Secrets nichts habe feststellen können (1884, p. 441). Dagegen kommt MATTIESEN (1904, p. 283) wieder auf den Standpunkt von MAX SCHULTZE zurück.

Über die Bildung des Stieles hat nur KNAPPERT (1865) eine nennenswerte Angabe gemacht: er ist der Ansicht, daß der Stiel erst von der Geschlechtsöffnung ausgeschieden werde.

Bevor ich auf meine eigene Meinung über die Anheftungsfrage eingehe, möchte ich zuerst der Auffassung von MAX SCHULTZE und MATTIESEN entgegentreten, die dem muskulösen Drüsenorgan die Absonderung des Klebsecrets zusprechen. Bekanntlich besitzen manche

von den Formen, die ihre Kapseln ankleben, jenes Organ nicht, wie z. B. *Bdelloc. punctata, Plan. albissima* u. a.; auch bei *Polyc. nigra* kommt es keineswegs konstant vor; ich selbst habe verschiedene Exemplare getroffen, denen es fehlte. Für diese Tiere kann also die Angabe Schultze's und Mattiesen's überhaupt nicht gelten. Andrerseits besitzt *Polyc. cornuta* mehrere derartige Organe, ohne daß sie ein Anheftungssecret lieferten. Vor allem ist aber zu bedenken, daß das von dem muskulösen Drüsenorgan ausgeschiedene Secret niemals dem recht bedeutenden Flüssigkeitstropfen, der zur Anheftung der Kapsel verwandt wird, entsprechen dürfte; den Eindruck wird jeder haben, der einmal ein *Dendrocoelum* bei der Ablage eines Eies beobachtet hat.

Meiner Meinung nach hat das Klebsecret einen anderen Ursprung. Ein Teil des Atriums von *Dendr. lacteum* ist während der Legeperiode von einem drüsigen Epithel ausgekleidet. Seine Zellen sind sehr lang und am Ende kolbig angeschwollen; der Kern sitzt am Basalteil, das Plasma ist schaumig und wurde durch Chromotrop besonders am freien Ende nur schwach gefärbt. Auf Taf. 17 Fig. 7 (*dr. ep*) ist das Aussehen und die Lage der Zellen zu erkennen; sie nehmen ungefähr die ventrale Hälfte des Atriums ein. Der Vorraum ist von Drüsenzellen frei, doch findet man wieder ähnliche Zellen um die Geschlechtsöffnung herum. Von ihnen habe ich schon früher (S. 604, 605) gesprochen, es sind die Klebzellen, die auch bei der Begattung die gegenseitige Anheftung der beiden Individuen besorgen helfen. Die Drüsenzellen des Atriums sind entschieden einer reichlichen Secretion fähig. Da sie erst in der Legezeit ihre volle Ausbildung erlangen, liegt es sehr nahe, in diesen Zellen den Ursprung der Klebsubstanz zu sehen. Die Zellen, von denen die Geschlechtsöffnung ausgekleidet wird, geben meiner Meinung nach ein klebriges Sekret ab, das den Kontakt zwischen der Unterlage und der eigentlichen Klebsubstanz herstellt.

Bei *Polyc. nigra* läßt sich die Auskleidung des Atriums durch Drüsenepithel, wie wir das bei *Dendrocoelum* gesehen haben, nicht beobachten. Dafür deutet aber etwas anderes auf eine einfache Lösung der Frage nach der Herkunft des Klebsecrets hin. Während der Legezeit treten bei *Polyc. nigra* in der Nähe der Geschlechtsöffnung zahlreiche, einzellige, erythrophile Drüsen auf, die an der Bauchseite nach außen münden (Fig. H *Klebdr*). Ijima hat sie schon gesehen (1884, p. 426), sagt aber nichts über ihre Funktion. Ihre große Zahl, die auf eine reichliche Secretion hindeutet, und die

Lage ihres Mündungsbezirkes, der wie ein Hof die Geschlechtsöffnung umgibt, legen den Schluß nahe, daß wir es hier mit den Drüsen zu tun haben, die für die Absonderung des Klebsecrets zur Anheftung der Kapseln sorgen.

Der Stiel, den einige *Planaria*-Arten zur Ausbildung bringen, stellt sich als eine homogene Masse dar, die ab und zu in ihrem Innern kleine Bläschen zeigt. Seine Farbe ist auf Präparaten blaßgelb, und wie die Schalenkügelchen ist die Substanz des Stieles unempfänglich für Färbemittel. An der Stelle, wo er der Kapsel aufsitzt (Fig. L), ist er oft ähnlich wie an der Basis verbreitert und mit der Schale durch eine schmale, auf Hämatoxylin-Chromotrop-Präparaten intensiv rot gefärbte Schicht verbunden. Bei Exemplaren, die schon einen Stiel zur Ausbildung gebracht hatten, fand ich zwischen den Epithelzellen der Geschlechtsöffnung Tropfen einer gelblichen Substanz, die zweifellos identisch mit der Substanz des Stieles war. Ich zog daraus zuerst den Schluß, daß der Stiel das Produkt des Epithels der Geschlechtsöffnung sei. Später fand ich aber dieselben gelben Kügelchen aus zusammengeflossener Stielsubstanz im Mesenchym, wodurch es unzweifelhaft wurde, daß nur Drüsen als stielbildend in Betracht kommen können. Ich fand dann auch Drüsen, die meines Wissens noch nirgends in der Literatur erwähnt worden sind. Zwischen den Mesenchymzellen eingelagert (Taf. 17 Fig. 8 *st. dr*), verlaufen sie parallel der Ventralfläche und münden von allen Seiten in die Geschlechtsöffnung ein, die bei den Planarien eigentlich schon mehr einen Kanal darstellt. Die Gestalt der stielbildenden Drüsen ist birn- bis schlauchförmig, ihr Inhalt besteht aus kleinen hellgelben Körnchen, die gegen die zur Anwendung gekommenen Färbemittel unempfindlich waren. Ich konnte mich davon überzeugen, daß diese Drüsen eine Eigen-

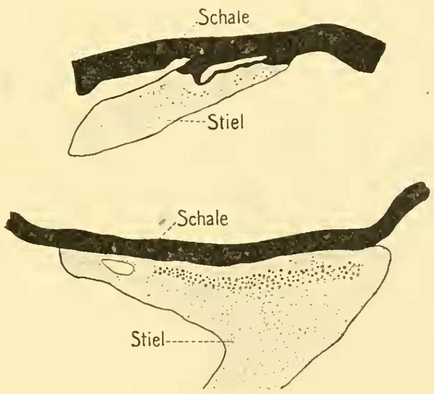


Fig. L. *Planaria gonocephala*. Ansatzstelle des Eikapselstieles.

tümlichkeit derjenigen Formen bilden, die einen Stiel zur Ausbildung bringen.

Ich brauche wohl kaum zu betonen, daß die Drüsen nicht mit Pigment verwechselt wurden; das Pigment ist in den betreffenden Präparaten deutlich zu sehen und sehr wohl von den heller gefärbten Drüsenzellen zu unterscheiden.

Der Stiel, der wohl selbst keine Klebkraft besitzt, wird wahrscheinlich durch das Secret der Schalendrüsen mit der Eikapsel verbunden. Die verbreiterte Basis wird bei der Ablage der Kapsel mittels einer weißlichen, zähen Masse an die Unterlage festgeklebt. Dieses Secret dürfte ein Produkt der kolbigen Zellen (Taf. 17 Fig. 7 u. 8 *kl. z*) sein, die ebenso wie bei *Dendr. lacteum* die Geschlechtsöffnung einfassen und unmittelbar vor der Ablage besonders schön zu sehen sind.

Uterus und muskulöses Drüsenorgan.

Es bleibt nun noch übrig, einige Worte über die Funktion der beiden am meisten umstrittenen Organe des Süßwassertricladenkörpers, des früher sogenannten Uterus und des muskulösen Drüsenorgans, zu sagen, wie sie sich auf Grund der vorstehenden Untersuchung darstellt.

Der „Uterus" wird wohl seinen bisherigen Namen endgültig aufgeben müssen. Die Beobachtungen haben gezeigt, daß dieses Organ bei keiner Triclade die entstehende Eikapsel in seiner Höhlung beherbergt. Auch ein nur vorübergehender Aufenthalt der Eier und Dotterzellen in dem Drüsensack läßt sich weder nachweisen noch erklären. Die Befruchtung, d. h. das Zusammentreffen der männlichen und weiblichen Elemente, findet nicht im Uterus, sondern im Anfangsteil der Oviducte, in den Tuben, statt. Mit der Art und Weise der Beschalung kann ein Aufenthalt der jungen Kapsel in dem fraglichen Organ ebensowenig in Zusammenhang gebracht werden. Da die Dotterzellen selbst den Hauptbestandteil der späteren Schale mit sich führen und der andere Teil, die Grundsubstanz in den erythrophilen Schalendrüsen seinen Ursprung hat, ist der Drüsensack als Leuckart'sche Schalendrüse ebenfalls erledigt. Endlich ist auch, wie schon berührt, die neuere Bezeichnung „Receptaculum seminis" nicht präzis, da das Organ kein Aufbewahrungsort für das Sperma ist. Der einzig angebrachte und, wie aus meinen Untersuchungen hervorgehen dürfte, auch erschöpfende Namen für

den viel umstrittenen gestielten Drüsensack ist „Bursa copulatrix“.

Schwieriger ist die Beurteilung des muskulösen Drüsenorgans. Ich möchte gleich vorausschicken, daß auch ich auf Grund von Beobachtungen nichts über seine tatsächliche Funktion habe feststellen können. Die Auffassung Mattiesen's, das muskulöse Drüsenorgan liefere die Substanz zur Anheftung der Kapseln, dürfte durch meine Befunde (vgl. S. 607 ff.) erledigt sein. Daß es bei der Ablage der Eikapsel behilflich sein soll, scheint mir deshalb zweifelhaft, weil dazu seine Lage möglichst ungeeignet wäre. Auch wird damit die Ausscheidung eines Secrets nicht erklärt. Nach seinem Bau haben wir zweifellos ein Organ vor uns, das den Zweck hat, ein Secret zu bilden und es vermittels einer starken Muskulatur mit besonderer Kraft auszuspritzen.

v. Graff behandelt in seiner Monographie der Terricolen (1899, p. 170 u. 240) die Frage nach dem Wesen des muskulösen Drüsenorgans, das in dieser Gruppe den *Artioposthia*-Arten zukommt, und ich glaube, das der Weg, den er für die Beurteilung des Organs eingeschlagen hat, am ehesten zu einem Ziele führt. Er betrachtet die muskulösen Drüsenorgane als Homologa der männlichen Begattungsorgane. Nach einer zuerst von Lang vertretenen Hypothese sind nun diese nichts Ursprüngliches, sondern sie leiten sich von Gebilden her, die als Angriffs- und Verteidigungswaffen gedient haben. Diese Hypothese erhielt durch die von Bergendal beschriebene *Polyposthia assimilis* eine kräftige Stütze. Neben ca. 20 selbständigen Begattungsorganen mit je einem Vas deferens besitzt diese Form ca. 50 den Begattungsorganen täuschend ähnlich aussehende, selbständig ausmündende Organe, die der Vasa deferentia entbehren. Die Homologie der Penes und der muskulösen Drüsenorgane tritt bei diesem Tier klar zutage. Der Penis der Tricladen ist also nach v. Graff im Grunde genommen ein in den Copulationsapparat mit einbezogenes und entsprechend umgebildetes muskulöses Drüsenorgan, und diese wiederum sind alte Erbstücke, deren ursprünglichsten Zustand man in den Giftorganen der Acoela erkennen kann. Damit scheint mir auch die schon einmal berührte Tatsache im Einklang zu stehen, daß manche Seetricladen einen bewaffneten Penis besitzen und die Begattung in der Weise vollziehen, daß dem anderen Tier mit der Penisspitze irgendwo am Körper eine Wunde

beigebracht wird, durch die das Sperma in das Parenchym gelangt.

Über die mutmaßliche Funktion der muskulösen Drüsenorgane bei der Landtricladengattung *Artioposthia* sagt v. GRAFF (1899, p. 240) folgendes: „Da für die Bildung der Coconschale durch die Schalendrüsen, für die Absonderung der Schleimspuren und -fäden durch die Drüsen der Kriechsohle, für die Bewältigung der Beute durch die wahrscheinlich giftigen Sekrete eines Teiles der Pharyngealdrüsen vorgesorgt ist, so kann hier nur daran gedacht werden, dass die Adenodactylen und Adenochiren[1]) die Kopula dadurch unterstützen, dass sie zum Umfassen dienen und sich ineinander verschränken, eine Aktion, die hervorragend unterstützt werden muß durch das Sekret der in ihnen enthaltenen Drüsen."

Es ist klar, daß bei den Süßwassertricladen eine derartige Funktion der muskulösen Drüsenorgane nicht in Frage kommt. Mir scheint es nun durchaus nicht ausgemacht, daß unser Organ einen Funktionswechsel erfahren hat, und wenn zur Bewältigung der Beute anderweitig vorgesorgt ist, braucht das Drüsenorgan seine Eigenschaft als Waffe im Prinzip nicht eingebüßt zu haben. Das Organ scheint nämlich tatsächlich entbehrlich zu sein, da es nur bei einer bestimmten Zahl von Formen zu finden ist und bei *Polycelis nigra*, wie schon IIJIMA betont hat, nicht konstant vorkommt. Daß das Organ auf dem Wege der Rückbildung begriffen ist, findet einen trefflichen Beleg in O. SCHMIDT's Beobachtung (1862, p. 93): „Das accessorische, kolbige Organ ist besonders bei den mittelgrossen Individuen[2]) sehr deutlich; dagegen war es bei den vielen großen geschlechtsreifen Individuen so undeutlich, obgleich schließlich nachzuweisen, dass, hätte ich nur solche Exemplare zur Untersuchung gehabt, der Nachweis desselben sehr zweifelhaft gewesen wäre."

Die Entbehrlichkeit des muskulösen Drüsenorgans und seine aus der Angabe SCHMIDT's zu entnehmende Rückbildung bei *Plan. polychroa* scheinen mir für eine gewisse Ursprünglichkeit der Funktion zu sprechen. Ich komme daher zu dem Schluß, daß die Süßwassertricladen in dem muskulösen Drüsenorgan, ähnlich wie ihre Vorfahren, eine Waffe besitzen, deren

1) Die bei den *Artioposthia*-Arten vorkommenden beiden Formen des muskulösen Drüsenorgans.

2) Von *Plan. polychroa*.

Bedeutung jedoch zum Teil vielleicht durch die Konkurrenz der giftigen Pharyngealdrüsen, gesunken ist.

Meine Arbeit war schon abgeschlossen, als mir der Aufsatz v. Hofsten's: „Eischale und Dotterzellen bei Turbellarien und Trematoden“ zu Gesichte kam, so daß ich ihn nur anhangsweise berücksichtigen kann.

Angeregt durch die Untersuchung von Goldschmidt (1909) hat v. Hofsten die Schalenbildung hauptsächlich der Rhabdocölen genauer studiert. Er kommt zu dem Resultat, daß bei allen Plathelminthen, deren weibliche Gonaden in Keim- und Dotterstöcke getrennt sind, die Eischale von den Dotterzellen ausgeschieden wird; wenn die Gonaden aus Ovarien bestehen — Polycladen — wird das Schalenmaterial von der Eizelle gebildet. Meine Angaben über die Schalenbildung von *Mesostomum ehrenbergi* stehen damit im Einklang. Seine Vermutung, bei den Tricladen gehe die Schalenbildung in derselben Weise vor sich, wird durch meine Befunde nur zum Teil bestätigt, da neben den Dotterkugeln noch die Schalendrüsen einen wesentlichen Teil der Schalensubstanz liefern.

Das Verhalten der Tricladen scheint mir darauf hinzudeuten, daß die „Schalendrüsen“, deren allgemeine Verbreitung, auch bei den Rhabdocölen, und deren übereinstimmender Bau und gleiche Reaktion auf Homologie schließen läßt, auch bei den übrigen Turbellarien in irgendeiner Weise mit der Schalenbildung im Zusammenhang stehen. In ähnlicher Weise spricht sich auch v. Hofsten aus, während er die von Goldschmidt vertretene Ansicht, das Secret der Schalendrüsen liefere die Flüssigkeit, die den Uterus erfülle und in der die Eier suspendiert seien, für die Turbellarien wenigstens zurückweist. Wenn man in Betracht zieht, daß die Hülle von Sommereiern sicher nicht den noch unreifen Dotterzellen entstammt, sondern mit viel größerer Wahrscheinlichkeit ein Produkt von Drüsen sein dürfte, ist anzunehmen, daß weitere Untersuchungen den Nachweis der Beteiligung der „Schalendrüsen“ an dem Aufbau der Schale in der ganzen Klasse der Turbellarien erbringen werden.

Straßburg i. E., Mai 1912.

Literaturverzeichnis.

1827. v. Baer, C. E., Beiträge zur Kenntnis der niederen Tiere. VI. Über Planarien, in: Nova Acta Acad. Leop. Carol., Vol. 13, 1827.

1892. Bergendal, D., Einiges über den Uterus der Tricladen, in: Festschr. Leuckart, Leipzig 1892.

1906. Boehmig, L., Tricladenstudien I. Tricladida maricola, in: Z. wiss. Zool., Vol. 81, 1906.

1904. Bresslau, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. 1. Die Entwicklung der Rhabdocoelen und Aloiocoelen, ibid., Vol. 76, 1904.

1892. Chichkoff, G., Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce (Triclades), in: Arch. Biol., Vol. 12, 1892.

1862. Diesing, C. M., Revision des Turbellarien, Abteilung: Dendrocoelen, in: SB. Akad. Wiss. Wien, Vol. 44, Abt. 1, 1862.

1828a. Dugès, A., Observations sur les Planaires par M. Baer, pour servir d'addition aux recherches sur les Planaires de M. Ant. Dugès, in: Ann. Sc. nat., Vol. 15, 1828.

1828b. —, Recherches sur l'organisation et les moeurs des Planariés, ibid.

1906. Enslin, E., Dendrocoelum cavaticum Fries, in: Jahresber. Ver. vaterl. Naturk., Württemberg 1906.

1909. Goldschmidt, R., Eischale, Schalendrüse und Dotterzellen der Trematoden, in: Zool. Anz., Vol. 34, 1909.

1882. v. Graff, L., Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida, Leipzig 1882.

1899. —, —, II. Tricladida terricola (Landplanarien), Leipzig 1899.

1879. Hallez, P., Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés, in: Trav. Inst. zool. Lille, Fasc. 2, 1879.

1887a. —, Sur la fonction de l'organe énigmatique et de l'utérus des Dendrocoeles d'eau douce, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 104, 1887.

1887b. —, Embryogénie des Dendrocoeles d'eau douce, in: Mém. Soc. Sc. Lille (4), Vol. 16, 1887.

1912. v. Hofsten, N., Eischale und Dotterzellen bei Turbellarien und Trematoden, in: Zool. Anz., Vol. 39, 1911.

1884. IIJIMA, J., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süsswasser-Dendrocoelen (Tricladen), in: Z. wiss. Zool., Vol. 40, 1884.

1889. v. KENNEL, I., Untersuchungen an neuen Turbellarien, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Anat., 1889.

- KORSCHELT und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere.

1878. LANG, A., Über die Conservation der Planarien, in: Zool. Anz. Jg. 1, 1878.

1884. —, Die Polycladen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 11, 1884.

1886—1889. LEUCKART, R., Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten, 2. Aufl., Leipzig 1886—1889.

1874. LUDWIG, H., Über die Eibildung im Tierreiche, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Heft 5 u. 6, 1874.

1904. MATTIESEN, E., Ein Beitrag zur Embryologie der Süsswasserdendrocoelen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 77, 1904.

1907. MICOLETZKY, H., Zur Kenntnis des Nerven- und Excretionssystems einiger Süsswassertricladen nebst anderen Beiträgen zur Anatomie von Planaria alpina, ibid., Vol. 87, 1907.

1876. MINOT, CH. S., Studien an Turbellarien, Beiträge zur Kenntnis der Plathelminthen, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Vol. 3, 1876—1877.

1907. SABUSSOW, H., Über den Körperbau von Planaria wytegrensis n. sp. aus der Umgegend des Onegasees, in: Zool. Jahrb., Vol. 23, Anat., 1907.

1858. SCHMIDT, OSC., Die rhabdocoelen Strudelwürmer aus den Umgebungen von Krakau, in: Denkschr. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., Vol. 15, 1858.

1862. —, Untersuchungen über Turbellarien von Corfu und Cephalonia, in: Z. wiss. Zool., Vol. 11, 1861—1862.

1873. SCHNEIDER, A., Untersuchungen über Plathelminthen, Gießen 1873.

1854. SCHULTZE, MAX, Zoologische Skizzen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 4, 1854.

1909. STEINMANN, P., Untersuchungen an neuen Tricladen, ibid., Vol. 93, 1909.

1904. STOPPENBRINK, F., Über die Geschlechtsorgane der Süßwassertricladen im normalen und im Hungerzustande, in: Verh. naturh. Ver. Bonn, Jg. 61, 1904.

1905. —, Der Einfluss der herabgesetzten Ernährung auf den histologischen Bau der Süsswassertricladen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 9, 1905.

1908. UDE, JOH., Beiträge zur Anatomie und Histologie der Süsswassertricladen, ibid., Vol. 89, 1908.

1894. VOIGT, W., Planaria gonocephala als Eindringling in das Verbreitungsgebiet von Planaria alpina und Polycelis cornuta, in: Zool. Jahrb., Vol. 8, Syst., 1894.

1887. WELTNER, W., Dendrocoelum punctatum PALLAS bei Berlin, in: SB. Akad. Wiss. Berlin 1887.
1904. WILHELMI, J., Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung und Biologie der Süsswassertricladen, in: Zool. Anz., Vol. 27, 1904.
1908. —, Sinnesorgane der Aurikulargegend bei Süsswassertricladen, ibid., Vol. 33, 1908.
1909. —, Tricladen, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 32, 1909.
1891. WOODWORTH, W. M., Contributions to the morphology of the Turbellaria. I. On the structure of Phagocata gracilis LEIDY, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 21, 1891.
1897. —, Contributions to . . . II. On some Turbellaria from Illinois, ibid., Vol. 31, 1897.

Erklärung der Abbildungen.

atr Atrium
dr. ep Drüsenepithel des Atriums
dz Dotterzellen
eik Eikapsel
g. ö Geschlechtsöffnung
h homogene Schicht der Schale
hz Haftzellen
kdr Kantendrüsen
kl. z Klebzellen (bei der Geschlechtsöffnung)
musk muskulöses Drüsenorgan
ov Oviduct
pig Pigment
sch Schale
sch. tr Schalentröpfchen
st Stiel der Kapsel
st. dr stielbildende Drüsen (gelb)
vorr Vorraum des Atriums

Tafel 17.

Fig. 1. Querschnitt durch eine in Bildung begriffene Schale von *Dendrocoelum lacteum*. Jüngeres Stadium.

Fig. 2. Dasselbe. Etwas älteres Stadium.

Fig. 3. Junges Stadium einer Schale von *Planaria gonocephala*.

Fig. 4. Definitives Aussehen der Schale von *Planaria gonocephala*.

Fig. 5. *Dendrocoelum lacteum*. Partie aus dem Innern einer sich bildenden Eikapsel. Schalentröpfchen gelb. ZENKER, Hämatoxylin-Chromotrop. 190 : 1.

Fig. 6. *Mesostomum ehrenbergi*. Medianschnitt durch ein sich bildendes Winterei. Schalentröpfchen und Schale gelb. 74 : 1.

Fig. 7. *Dendrocoelum lacteum*. Querschnitt durch ein trächtiges Exemplar. ZENKER, Hämatoxylin-Chromotrop. 40 : 1.

Fig. 8. *Planaria gonocephala*. Sagittalschnitt. Stiel und stielbildende Drüsen gelb. ZENKER, Hämatoxylin-Chromotrop. 70 : 1.